

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID



FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Departamento Psicología Biológica y de la Salud

Programa de Doctorado.- Comportamiento animal y humano: Una perspectiva etológica

TESIS DOCTORAL

Conflicto durante la independencia de las
crías en el sistema de crianza cooperativa
del Tití de Cabeza Blanca (*Saguinus*
oedipus)

José Manuel Caperos Montalbán

Madrid, 2009

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID



FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Departamento Psicología Biológica y de la Salud

Programa de Doctorado.- Comportamiento animal y humano: Una perspectiva etológica

TESIS DOCTORAL

**Conflicto durante la independencia de las
crías en el sistema de crianza cooperativa
del Tití de Cabeza Blanca (*Saguinus
oedipus*)**

Presentada en el Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la Universidad Autónoma de Madrid para la obtención del Grado de Doctor por:

José Manuel Caperos Montalbán

Directores de la Tesis:

Dra. Susana María Sánchez Rodríguez

Dr. Fernando Peláez del Hierro

La Dra. Susana M^a Sánchez Rodríguez, Profesora Contratado Doctor, y el Dr. Fernando Peláez del Hierro, Profesor Titular, ambos del Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la Facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid

CERTIFICAN: que el trabajo titulado “Conflicto durante la independencia de las crías en el sistema de crianza cooperativa del Tití de Cabeza Blanca (*Saguinus oedipus*)” que presenta Don José Manuel Caperos Montalbán para obtener el título de Doctor, ha sido realizado bajo su dirección, y se encuentra en condiciones para su presentación y defensa ante el Tribunal Calificador.

Madrid, a 15 de Diciembre de 2009

VºBº Los Codirectores

Fdo. Dra. Susana M^a Sánchez Rodríguez

Fdo. Dr. Fernando Peláez del Hierro

Agradecimientos

Una tesis doctoral como cualquier otra investigación nunca puede ser fruto del trabajo de una persona sola, son muchas las personas cuya ayuda y apoyo se hacen indispensables para que ésta sea posible. Así que quiero nombrar algunas de las personas e instituciones que han compartido todo esto conmigo, han sido muchas, por eso, si alguna se me olvida mencionar espero que sepa perdonarme.

En primer lugar me gustaría agradecer a mis directores Susana M^a Sánchez Rodríguez y Fernando Peláez del Hierro, no sólo por su labor como “guías” profesionales sino, también, por la paciencia demostrada conmigo a lo largo de estos años. Muy especialmente debo agradecer a mis compañeras en el trabajo Ana Fidalgo y Ana Morcillo que me han ayudado mucho con el trabajo que ha supuesto esta tesis y con las que además he compartido muchos momentos en las instalaciones del Animalario. Al resto de miembros del grupo de primatología de la UAM Ángela Loeches y al profesor Carlos Gil-Bürmann. Además durante estos años por las instalaciones de TCB de la UAM han pasado muchos estudiantes: Laura, Yván, Mencia, M^o Eugenia, Joana y más recientemente Belén, Sandra y Álvaro, con los que con unos más y con otros menos, también hemos pasado buenos ratos. Y especialmente Alicia, Blanca, Borja, M^a Elena y Sara me han ayudado con parte del trabajo que conforma esta tesis.

También a la Universidad Autónoma de Madrid y, en particular, al Departamento de Psicología Biológica y de la Salud, así como, a la propia Facultad de Psicología el apoyo institucional y logístico prestado sin el cual no hubiera sido posible llevar a cabo las observaciones de este estudio. Del mismo modo, al personal del Animalario de la Facultad de Medicina de la UAM, en concreto, a la Responsable del Gabinete Veterinario Dña. Carmen Fernández Criado, por su ayuda y asesoramiento veterinario. Y por su puesto todos los que trabajan o han trabajado allí en estos años Marta y Jos, Santi, David, Manolo y Miguel, Saleta, Eli, Tamara, Ili y Liss, porque nos lo hemos pasado muy bien.

Gracias al apoyo del Dr. Eckhard Heymann, durante este tiempo tuve oportunidad de disfrutar de una Ayuda de la Universidad Autónoma de Madrid para estancias de tercer ciclo en el Deutschen Primatenzentrum en el Departamento de Behavioural Ecology und Sociobiology dirigido por el Dr. Peter Kappeler. Allí también pude conocer a muchas personas, Silvia, Nadine, Markus, Christian, Mojca, Britta, Susanne, Dirk.

Esta tesis también me llevó al Laboratorio de Endocrinología de la Universidad Complutense de Madrid donde el Dr. Juan Carlos Illera del Portal y la Dra. Gema Silván Granado me permitieron realizar una estancia y aprender las técnicas de valoración utilizadas en esta tesis. Allí también tuve la suerte de trabajar y conocer a algunas personas: Noe, Laura, Asún, Leti y Mar.

Por último, quiero dar las gracias a mi familia y amigos, a todos ellos y, principalmente, a mis padres. Ellos no sólo han vivido día a día el trabajo de esta tesis, sino todo lo anterior y saben mejor que nadie lo que cuesta llegar hasta aquí. Y porque sin ellos, sin su incondicional apoyo, no lo hubiera conseguido, gracias.

“Vor einem großen Walde wohnte ein armer Holzhacker, der hatte nichts zu beißen und zu brechen, und kaum das tägliche Brod für seine Frau und seine zwei Kinder, Hänsel und Gretel. Einmal konnte er auch das nicht mehr schaffen, und wußte sich nicht zu helfen in seiner Noth. Wie er Abends vor Sorge sich im Bett herumwälzte, da sagte seine Frau zu ihm: „höre Mann, morgen früh nimm die beiden Kinder, gieb jedem noch ein Stückchen Brod, dann führ sie hinaus in den Wald, mitten inne, wo er am dicksten ist, da mach ihnen ein Feuer an, und dann geh weg und laß sie dort, wir können sie nicht länger ernähren.“ „Nein Frau, sagte der Mann, das kann ich nicht über mein Herz bringen, meine eigenen lieben Kinder zu den wilden Thieren zu führen, die sie bald in dem Wald zerreißen würden.“ „Wenn du das nicht thust, sprach die Frau, so müssen wir alle miteinander Hungers sterben;“ da ließ sie ihm keine Ruhe, bis er Ja sagte”¹

Hänsel und Gretel
Jacob y Wilhelm Grimm (1812)

¹ Al lado de un gran bosque vivía un leñador pobre que no tenía prácticamente nada que comer más que el pan de cada día, para su esposa y sus hijos Hansel y Gretel. Una noche estaba en la cama angustiado tras un día en el que no había sido capaz de conseguir nada que comer, cuando su mujer le dijo, Escucha hombre, mañana por la mañana coge a los dos niños, dales un trozo de pan y llévalos al medio del bosque, donde es más profundo, prepara un fuego y luego desaparece, dejándolos allí, porque no podemos alimentarlos más, De ninguna manera mujer, respondió el marido, no puedo guiar a los niños de mi corazón hasta el bosque, y después abandonarlos allí, para que sean devorados por las fieras, Si no lo haces, dijo la mujer, moriremos todos juntos de hambre. Al día siguiente el hombre hizo como su mujer le había mandado porque ésta no le dejó en paz hasta que dijo que sí.

Este trabajo ha sido realizado en las instalaciones del animalario de la Facultad de Medicina de la UAM. Ha contado para su mantenimiento con las siguientes fuentes de financiación: del MCyT, proyecto BSO2002-02611, del MEC-DGI, proyecto SEJ2005-00016, de la UAM-CM, proyecto CCG06-UAM/SAL-0438 y del MCINN-SGPI, proyecto PSI2009-08581PSIC. La colonia se encuentra bajo la supervisión veterinaria de la jefa del Gabinete Veterinario del animalario de la Facultad de Medicina de la Universidad Autónoma de Madrid, Dña. Carmina Fernández Criado. Las investigaciones realizadas han recibido la autorización de los comités institucionales de Cuidado Animal y satisfacen las especificaciones de las Políticas/Normativas Nacionales de Cuidado Animal de España/Unión Europea (Comités Éticos de Investigación: CEIUAM-2-23; CEIUAM 11-188; CEIUAM 16-362).

Índice

1. Introducción	1
1.1. Características generales de los calitrícidos	2
1.1.1 Distribución, sistemática y ecología	2
1.1.2 Características reproductiva	8
1.2. La independencia de las crías en los primates	23
1.2.1 Inversión maternal y conflicto	25
1.3. El conflicto en el Sistema de Crianza Cooperativa del tití de cabeza blanca	34
1.4. Objetivo e hipótesis	41
 2. Material y métodos	 43
2.1. Instalaciones	44
2.2. Sujetos	47
2.3. Período de estudio	52
2.4. Sistema de muestreo y registro	53
2.5. Variables y medidas	54
2.6. Análisis de datos	58
 3. Resultados	 60
4. Discusión	91
5. Referencias	122
 Anexo I. Ensayos hormonales	 156



Madre de tití de cabeza blanca dando de mamar y transportando a una cría de 3 semanas

INTRODUCCIÓN

1. Introducción

1.1. Características generales de los calitrícidos

1.1.1 Distribución, sistemática y ecología

Los calitrícidos son pequeños primates platirrinos (Plathyrrini, Groves, 2001), distribuidos por la zona sur del continente americano, desde 9° N (Panamá y sureste de Costa Rica) hasta 24° S (Brasil y Bolivia), que habitan en regiones tropicales y subtropicales, desde el nivel del mar hasta altitudes de 1500 m (Dawson 1978; Hernández Camacho y Cooper, 1976; Hershkovitz, 1977; Rylands, Coimbra-Filho y Mittermeier, 1993; Wolfheim, 1983). Los monos platirrinos se han dividido en dos familias distintas, los llamados “monos del nuevo mundo verdaderos”, Cebidae, y por otro lado los calitrícidos, Callitrichidae, divididos en cuatro géneros *Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus* y *Saguinus* (Hershkovitz, 1977; Rylands, y cols., 1993; Martin, 1992; Nowak, 1999). Mientras, el género *Callimico*, dadas sus características intermedias entre ambos grupos, se ha clasificado en ocasiones en una o en otra familia, o conformando la suya propia (Hershkovitz, 1977; Garber, Rosenberger y Norconk, 1996). Las últimas clasificaciones sitúan a los calitrícidos en la familia Cebidae constituyendo la subfamilia Callitrichinae (Hapalinae) (Rylands y cols., 2000; Groves, 2001). Además, los estudios moleculares (Schneider y Rosenberger, 1996) y morfológicos (Hofmann, Schradin y Geissmann, 2007) han mostrado la proximidad entre los géneros *Callimico* y *Callithrix*. Así se considera la subfamilia Callitrichinae dividida en siete géneros (Digby, Ferrari y Saltzman, 2007; Hofmann, y cols., 2007), los

denominados marmosetes, filogenéticamente más próximos entre sí, constituidos por 5 géneros, *Callithrix*² (marmosetes atlánticos), *Mico* (marmosetes del amazonas), *Callimico* (mono de Goeldi), *Cebuella* (marmosete pigmeo) y el género de reciente formación *Callibella* (marmosete enano) (van Roosmalen y van Roosmalen, 2003) y por otro lado los tamarinos león, género *Leontopithecus*, y finalmente los tamarinos, género *Saguinus*.

Gran parte de la controversia en relación a la clasificación de los calitrícidos deriva de las peculiares características que diferencian a este grupo de los cébidos y también del resto de primates. Estas características distintivas se han analizado desde dos aproximaciones filogenéticas distintas (Martin, 1990). En las primeras descripciones algunos autores (HersHKovitz, 1977) consideran a los tamarinos primitivos y sus características como rasgos retenidos del ancestro común. Actualmente sin embargo estas características son consideradas específicas, es decir, adaptaciones secundarias al hábitat (Thorington y Anderson, 1984; Nowak, 1999), fruto de un proceso derivado de un enanismo filético (Leutenegger, 1980; Ford, 1980; sin embargo ver Garber, y cols., 1996).

Los calitrícidos presentan un pequeño tamaño, entre (85-800) g según géneros (HersHKovitz, 1977; Soini 1993), con una longitud de cabeza y cuerpo entre (14-17) cm en el género pigmeo *Cebuella*, (18-30) cm, en *Callithrix*, *Mico*, *Callimico* y *Saguinus* o los (20-37) cm que pueden alcanzar los ejemplares de *Leontopithecus* (HersHKovitz, 1977; Soini, 1988; Snowdon y Soini, 1988; Kleimann, Hoage y Green, 1988). Además

2 Las especies de los géneros de reciente creación *Mico* y *Callibella*, formaban parte del género *Callithrix* en anteriores clasificaciones. Así en muchas de las características que se enumeran a continuación al hablar de *Callithrix* incluiremos a los tres géneros.

carecen de cola prensil, han perdido el tercer molar maxilar y mandibular (fórmula dentaria: 2.1.3.2) y poseen garras en vez de uñas excepto en el pulgar del pie (Herskovitz, 1977; Rosenberger, 1992). No presentan dimorfismo sexual ni en la coloración, ni en la aparición de ornamentos, ni en el tamaño corporal (Herskovitz, 1977). A pesar de la no existencia de dimorfismo sexual estas especies presentan una gran variedad de adornos, como bigotes, crestas y coloraciones del manto y la cara, muy vistosas; esta coloración y fisonomía es muy variada entre los distintos géneros, especies y subespecies (Herskovitz, 1977; Nowak, 1999).

Estas especies presentan un órgano vomeronasal funcional (Epple y Smith, 1985; Evans, 2003) y glándulas de marcaje externas en la región circungenital y esternal, aunque el tamaño y actividad de dichas glándulas presenta diferencias entre los géneros (Herskovitz, 1977; Epple y cols., 1993). Estas características dan cuenta de la importancia de la comunicación olfativa en este tipo de primates, que cumpliría funciones de naturaleza socio-sexual y territorial principalmente, aunque también de orientación y señalización de recursos valiosos dentro del territorio (Epple, Alveario y Katz, 1982; Epple y cols., 1993).

Finalmente una diferencia anatómica destacable entre marmosetes y tamarinos son las adaptaciones morfológicas que presentan los primeros para alimentarse de exudados de árboles. Estas adaptaciones afectan tanto la anatomía de la dentición inferior-anterior para permitir perforar los troncos (Ferrari, 1993) como a la fisiología digestiva para procesar y absorber adecuadamente las gomas (Power, 1996). Esta distinción es especialmente relevante para la ecología de los distintos géneros por sus implicaciones en la capacidad de explotación del hábitat (*vide infra*).

Los calitricidos son primates diurnos y arbóreos que ocupan una gran variedad de hábitats (Hernández Camacho y Cooper, 1976; Hershkovitz, 1977; Wolfheim, 1983), a pesar de esta variedad de nichos, un rasgo común descrito es su preferencia por bosques secundarios y degradados y su presencia en zonas borde o límite de bosque (*edge habitats*), lo que se ha relacionado con el tipo de frutos y la gran abundancia de insectos disponibles en estas zonas (Rylands y de Faria, 1993). Debido a su pequeño tamaño, su volumen de intestino limitado y su rápido tránsito de alimento, estos animales precisan una dieta rica en nutrientes y de alto valor energético (Garber, 1993). Son animales omnívoros alimentándose en gran medida de frutos y flores, y además en mayor o menor grado de gomas (*Callithrix*, Rylands y de Faria, 1993; *Cebuella*, Yépez, de la Torre y Snowdon, 2005; *Leontopithecus*, Rylands, 1993; *Saguinus*, Garber, 1993; Savage, 1990). La depredación también representa una parte importante de la dieta, tanto de invertebrados (insectos, arañas, caracoles), como de pequeños vertebrados (lagartos, anfibios e incluso pájaros) (*Callithrix*, Stevenson y Rylands, 1988; *Leontopithecus*, Rylands, 1993; *Saguinus*, Snowdon y Soini, 1988; Garber, 1993). Todas estas especies dedican una parte importante del día (alrededor de un 16 % - 34 % del tiempo de actividad) al forrajeo, captura y alimentación de presas animales, (*Callithrix*, Stevenson y Rylands, 1988; Passamani, 1998; *Cebuella*, Soini, 1988; *Leontopithecus*, Keuroghlian y Passos, 2001; *Saguinus*, Snowdon y Soini, 1988; Garber, 1993).

Forman grupos de 2 a 20 individuos (*Callithrix*, Rylands y de Faria, 1993; *Saguinus*, Savage, Giraldo, Soto y Snowdon, 1996a; *Leontopithecus*, Kierulff y cols., 2002) que defienden sus territorios tanto vocal como físicamente (Snowdon y Soini,

1988; Garber, 1997). Las especies de *Saguinus* y *Leontopithecus* tienen territorios y realizan recorridos diarios desproporcionadamente grandes en relación a su tamaño corporal (*Leontopithecus*, Passos, 1998; Rylands, 1993; *Saguinus*, Garber, 1993), mientras que los marmosetes presentan mayor densidad poblacional con grupos de mayor tamaño en menores territorios (Digby y cols., 2007). El tamaño del territorio viene determinado principalmente por las necesidades energéticas (McNab, 1963; Harvey y Clutton-Brock, 1981), la calidad del hábitat (Digby y cols., 2007) y los hábitos alimenticios (Milton y May, 1976; Garber, 1993). Así, según Ferrari (1993) la clave de esta diferencia entre géneros residiría en las adaptaciones morfológicas que permiten a los marmosetes alimentarse de exudados de plantas. Estas características les permiten tener territorios de menor tamaño (Rylands y de Faria, 1993) e incluso sobrevivir en hábitats más pobres donde los tamarinos serían incapaces de subsistir (Digby y cols., 2007). Los tamarinos sin embargo, al carecer de estas especializaciones, solo podrían alimentarse de exudados de manera ocasional aprovechando agujeros ya existentes en los árboles.

Aunque el solapamiento de territorio entre grupos vecinos es considerable (Digby y cols., 2007), los estudios muestran una baja frecuencia de migraciones entre poblaciones (*Leontopithecus*, Baker, Bales y Dietz, 2002; Baker y Dietz, 1996; *Callithrix*, Ferrari y Digby, 1996; *Saguinus*, Goldizen, Medelson, van Vlaardingen y Terborgh, 1996; Huck, Roos y Heymann, 2007; Savage y cols., 1996a). La mayor parte de los fenómenos migratorios aparecen puntualmente relacionados con períodos de inestabilidad en el grupo (*Leontopithecus rosalia*; Baker y cols., 2002; *Callithrix jacchus*; Lázaro-Perea y cols., 2000; *Saguinus mystax*; Löttker, Huck, Heymann y Heistermann, 2004; *Saguinus oedipus*; Savage y cols., 1996a). Sin embargo, mientras

que algunos de los análisis genéticos realizados en libertad han mostrado una alta relación de parentesco entre los miembros del grupo (*Saguinus mystax*, Huck, Lötter Böehle y Heymann., 2005; *Callithrix jacchus* Nievergelt, Digby, Ramakrishman y Woodruff, 2000) otros han encontrado una gran diversidad genética en el endogrupo (*Callithrix jacchus*, Faulkes, Arruda y Monteiro da Cruz, 2003; *Saguinus mystax*; Huck, y cols., 2007). Así algunos autores proponen que las variaciones en la estabilidad grupal y las migraciones que resultan en la diversidad genética, obedecen más a diferencias entre poblaciones que entre especies o géneros (Huck y cols., 2007).

Debido principalmente a su pequeño tamaño soportan una alta presión depredadora, y son objetivo de serpientes, aves de presa, felinos y otros primates (Terborgh, 1983). Frente a esta presión los grupos permanecen muy cohesivos no alejándose unos de otros más de 20 m y manteniendo contacto visual y/o acústico mediante vocalizaciones (Porter, 2004). Además en algunas especies se ha descrito la actuación organizada de individuos como centinelas (*Saguinus labiatus*, Zullo y Caine, 1988; *Saguinus oedipus*, Savage, 1990). La fuerte presión que ejerce la depredación es considerada por algunos autores uno de los factores principales a la hora de explicar la evolución social de los calitricidos (Caine, 1993; Goldizen, 1987a).

1.1.2 Características reproductivas

Fisiología reproductiva

Las características reproductivas de los calitrícidos les confieren el potencial reproductivo intrínseco más alto de todos los primates (Garber, 1997). Las hembras alcanzan la madurez reproductiva a una edad temprana, siendo capaces de ovular y concebir a los 12-17 meses de edad (*Callithrix jacchus*, Tardif y cols., 2003; *Leontopithecus*, French, de Vleeschower, Vales y Heistermann., 2002; *Saguinus oedipus*, Ziegler, Savage, Scheffler y Snowdon, 1987a). Además las madres apenas presentan período de amenorrea posparto y son capaces de ovular y concebir poco después de haber parido (*Callithrix kuhli*, French y cols., 1996; *Callithrix jacchus*, Dixon y Lunn, 1987; McNeilly, Howie y Glasier., 1988; *Leontopithecus*, French y cols., 2002; *Saguinus oedipus*, Ziegler, Bridson y Snowdon, 1987b). En cautividad un 84-90 % de las ovulaciones posparto resultan en concepción (*Callithrix kuhli*, French y cols., 1996; *Saguinus oedipus*, Ziegler, Widowsky, Larson y Snowdon, 1990a; Ziegler, Widowsky y Snowdon, 1990b). Esta carencia de amenorrea posparto junto con un período de gestación de entre 125-184 días permite a los calitrícidos tener dos camadas al año (*Callithrix kuhli*, French y cols., 1996; *Leontopithecus*, French y cols., 2002; *Saguinus oedipus*, Hartwig, 1996). Finalmente los calitrícidos paren habitualmente gemelos el 50 % - 80 % de los casos, siendo el resto de las camadas de una cría, tres o incluso cuatro (Baker y Woods, 1992; Tardif, y cols., 2003). A pesar de este alto potencial reproductivo, la reproducción en los calitrícidos se ve limitada por una alta mortalidad infantil, la frecuente pérdida de gestaciones, sus relativamente cortos períodos reproductivos y por la frecuente monopolización de la reproducción en los grupos por un sólo individuo de cada sexo (Tardif y cols., 2003).

Por otra parte el desarrollo embrionario también presenta dos características reseñables. Por un lado se produce una pausa durante el desarrollo embrionario, de forma que la mayor parte del desarrollo fetal se produce en el último tercio de gestación (Martin, 1992). Por otro lado, aunque los gemelos se desarrollan de dos cigotos diferenciados desde fases tempranas del desarrollo ambos comparten la circulación placentaria debido a la anastomosis vascular (Martin, 1992). Esta fusión coriónica permite el intercambio de células embrionarias hematopoyéticas entre los gemelos, dando lugar a individuos quiméricos (Martin, 1992). Dicho quimerismo aparece en el adulto en diversidad de tejidos somáticos, (células sanguíneas, hepáticas, linfoides), e incluso en las líneas germinales (Gengonzian, Batson y Eide, 1964; Hampton, 1973; Ross, French y Ortí, 2007), con las implicaciones evolutivas que esto puede suponer (Haig, 1999).

Monopolización de la reproducción

En los calitricidos la reproducción esta habitualmente restringida a una sola hembra por grupo (*singular breeding*), teniendo el resto de hembras la reproducción suprimida a nivel fisiológico y/o conductual (*Callithrix jacchus*, Evans y Hodges, 1984; Saltzmann, 2003; *Saguinus oedipus*, French, Abbott y Snowdon, 1984; para una revisión French, 1997). La supresión reproductiva se produce principalmente de manera fisiológica, jugando la comunicación olfativa un papel muy importante en su regulación (*Callithrix jacchus*, Barrett, Abbott y George, 1990; *Saguinus oedipus*, Ziegler y cols., 1987a). Esta supresión se caracteriza, primero por un retraso de la pubertad y posteriormente por la inhibición de la ovulación durante la permanencia en el grupo natal (*Saguinus oedipus*, French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987a; *Saguinus*

fuscicollis, Epple y Katz, 1984; *Callithrix jacchus*, Abbott y Hearn, 1978; Abbott, Hodges y George, 1988). Las hembras suprimidas muestran a nivel fisiológico unos niveles bajos y no cíclicos tanto de hormona luteinizante (LH) como de estrógenos, y a nivel comportamental una frecuencia menor de marcajes que las dominantes (*Callithrix jacchus*, Barrett y cols., 1990; *Callithrix kuhlii*, Smith, Schaffner y French., 1997; *Saguinus oedipus*, Savage, Ziegler y Snowdon, 1988; Heistermann, Kleis, Prove y Wolters, 1989). En el caso de los tamarinos además de la supresión fisiológica, en cautividad la supresión reproductiva también se manifiesta en episodios agresivos que frecuentemente culminan con la expulsión de las hembras subordinadas de mayor edad de los grupos, especialmente si estas presentan o empiezan a presentar ciclos u oligociclos ováricos (Snowdon, Ziegler y Widowski, 1993; de Vleeschouwer, van Elsacker y Leus., 2001; Fidalgo, 2004). En el caso del género *Leontopithecus* en cautividad las hembras subordinadas muestran ciclos ovulatorios indistinguibles de los de la hembra reproductora (French, Inglet y Dethlefs, 1989), así la supresión reproductiva parece producirse a través mecanismos comportamentales en lugar de fisiológicos y se caracteriza por altos niveles de agresión intrasexual (Abbott, Barrett y George, 1993; French, Bales, Baker y Dietz., 2003). Las discrepancias entre los géneros de calitricidos en el grado de supresión reproductiva han sido explicadas por diferencias en el costo de la crianza, los géneros donde la reproducción es más costosa, *Callithrix* y *Saguinus*, presentarían supresión fisiológica de la reproducción, mientras que en el caso de *Leontopithecus*, dónde es menos costosa, el nivel de supresión sería sólo comportamental (French, 1997).

Desde un análisis de los mecanismos el nivel de supresión reproductiva puede verse afectado por diversas variables ecológicas, demográficas y sociales que limiten las

posibilidades reproductivas de las subordinadas (Creel y Creel, 1991; Abbott y cols., 1993). Estudios experimentales en cautividad han mostrado que la ovulación de las hembras subordinadas esta modulada principalmente por dos factores: 1) La presencia de una hembra dominante, habitualmente su madre, actúa como factor inhibidor (*Callithrix jacchus*, Barrett, y cols., 1990; *Saguinus oedipus*, Ziegler y cols., 1987a). 2) Un segundo factor, en este caso facilitador, es la disponibilidad de machos desconocidos que estimula la ovulación de las subordinadas y acelera la llegada de la pubertad en hembras jóvenes (*Callithrix jacchus*, Barrett y cols., 1990; Saltzman y cols., 2004; Ziegler y Sousa, 2002; *Saguinus oedipus*, Ziegler y cols., 1987a).

En el caso de los machos los estudios en cautividad no han encontrado en los subordinados evidencia comportamental ni hormonal de supresión reproductiva mientras residen en su grupo natal (*Saguinus oedipus*, Ginther, Ziegler y Snowdon, 2001). A pesar de la situación de parentesco que se produce en cautividad, se ha visto que los machos subordinados, hijos de la hembra reproductora, intentan copular con su madre (*Saguinus oedipus*, Heistermann 1990; Ginther y Snowdon, 2004). En libertad se ha encontrado que es habitual que la hembra reproductora copule con todos los machos adultos del grupo sin mostrar preferencia por ninguno (*Saguinus fuscicollis*, Garber, 1997; Goldizen, 2003; *Saguinus mystax*, Huck y cols. 2005). Además, en general estas cópulas con la hembra reproductora no se relacionan con situaciones de agresión intrasexual entre machos (Garber, 1997; Ginther y Snowdon, 2004; Huck y cols. 2005; sin embargo ver Baker, Dietz y Kleiman, 1993). A pesar de esto, cuando se han podido determinar en grupos en libertad las relaciones de parentesco mediante análisis de ADN se ha encontrado que habitualmente un sólo macho por grupo es el padre de todas las crías, por lo que se ha considerado que deben existir mecanismos de monopolización de

la reproducción (*Saguinus mystax*; Huck y cols., 2005). El *mate guarding* o la competición espermática han sido mecanismos propuestos de monopolización de la reproducción en los machos de calitricidos (Baker, Dietz y Kleiman, 1993; Rothe y Darms, 1993; Garber, 1997; Huck y cols., 2005).

Es habitual que en cautividad los grupos de calitricidos presenten un sistema de apareamiento monógamo, estando formados por una pareja reproductora y su descendencia (Epple, 1975, Kleiman, 1977). Los grupos conteniendo más de dos individuos no relacionados del mismo sexo son habitualmente inestables (Abbott y cols., 1993; Baker y cols., 2002), aunque en este sentido los grupos poliándricos han resultado ser algo más estables (Kleiman, 1978; Price y McGrew, 1991), mientras que la reproducción de grupos poligínicos es extremadamente rara (Price y McGrew, 1991; de Vleeschouwer y cols., 2001). En libertad, sin embargo, los grupos habitualmente contienen más de un adulto de cada sexo (Snowdon y Soini, 1988; Stevenson y Rylands, 1988; Goldizen, 2003) y el sistema de apareamiento es más flexible encontrándose grupos monógamos, poligínicos, poliándricos y poliginándricos. En *Saguinus* y *Leontopithecus* principalmente, los grupos se consideran funcionalmente poliándricos ya que es habitual que la hembra reproductora copule con más de un macho (*Leontopithecus rosalia*, Baker y cols., 1993; *Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 2003; *Saguinus mystax*, Huck y cols., 2005). En *Callithrix* y *Mico* también se han descrito casos de poliandria, si bien parece no ser tan habitual como en los dos géneros de tamarinos (Goldizen, 2003), en el caso de *Cebuella* y *Callimico* los pocos datos disponibles parecen indicar que un solo macho reproductor es la norma (Digby y cols., 2007).

La poliginia y poliginandria también son comunes entre los calitricidos, tanto en *Callithrix jacchus* (Koenig y Rothe, 1991; Digby y Ferrari, 1994), como en *Leontopithecus*, donde se considera que un 10% de los grupos son poligínicos (Dietz y Baker, 1993; Baker y cols., 2002) y, aunque menos frecuente, entre los *Saguinus*, se ha descrito más de una hembra sexualmente activa por grupo (*Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 2003; *Saguinus oedipus*, Price y McGrew, 1991; Savage y cols., 1997). Sin embargo la presencia hembras sexualmente activas, fértiles o gestantes no significa que éstas consigan efectivamente reproducirse sacando adelante sus camadas. En la mayor parte de los casos en los que coinciden dos hembras gestantes o crías dependientes de distintas madres solo una camada sobrevive (*Callithrix jacchus*, Digby, 1995; Sousa y cols., 2005; *Leontopithecus rosalia*, Baker, y cols., 2002; *Saguinus oedipus*, Price y McGrew, 1991; Savage y cols., 1997). La competición intrasexual por los recursos y el infanticidio (*Callithrix jacchus*, Digby, 1995; Roda y Mendes-Pontes, 1998; Lázaro-Perea y cols., 2000; Martins, da Silva y Schiel, 2007; Sousa y cols., 2005; *Cebuella pygmaea*, Schroepel, 1998; *Saguinus fuscicollis*, Herrera, Knogge y Heymann., 2000) estarían jugando un papel determinante en la regulación de la reproducción de las hembras subordinadas (Saltzman y cols., 2008; Saltzman, Digby y Abbott, 2009). Las hembras subordinadas pueden sacar adelante un parto cuando el nacimiento se produce fuera del período de máxima dependencia de las crías de la reproductora (*Callithrix jacchus*, Digby, 1995; *Saguinus fuscicollis*, Goldizen y cols., 1996) por lo que no competirían con éstas por recursos alimenticios o por los cuidados de los cooperantes. Igualmente se han descrito grupos con dos hembras reproductivas cuando están emparentadas en *Callithrix* y *Cebuella* (Rothe y Darms, 1993) y en *Leontopithecus* (Dietz y Baker, 1993; Baker y cols., 2002). Como conclusión podemos decir que el

sistema de apareamiento de los calitrícidos se caracteriza por una gran flexibilidad en función de diversos factores ecológicos y sociales (Caine, 1993).

Sistemas de crianza cooperativa

Los sistemas de crianza cooperativa (*Cooperative Breeding Systems*) han evolucionado en distintos grupos taxonómicos de aves (Brown, 1987; Cockburn, 1998; Emlen, 1991) y mamíferos (Emlen, 1991; Jarvis, 1981; Jennions y Macdonalds, 1994; para una revisión: Solomon y French, 1997) y dentro de estos, en los primates de la subfamilia Callitrichinae (Tardif, 1997; Digby y cols., 2007). En estas especies el sistema de crianza cooperativo se ha definido por tres características principales (Solomon y French, 1997): 1) permanencia en el grupo natal y retraso de la migración de los individuos nacidos en el grupo; 2) alto grado de monopolización de la reproducción por uno o algunos pocos individuos del grupo (*high reproductive skew*); 3) cuidado de las crías por otros miembros del grupo distintos de los padres (*helpers at the nest*).

En definitiva, en los grupos que presentan un sistema de crianza cooperativo se observa la presencia de cooperantes (*helpers*) o alomadres (*allomothers*), individuos adultos de ambos sexos que permanecen en el grupo, sin emigrar y sin reproducirse, colaborando en el cuidado de las crías de los individuos reproductores (Cockburn, 1998; French, 1997). Ya desde la formulación original del término *helper*, Skutch (1935) planteaba: quiénes eran, por qué no se reproducían o por qué cuidaban de las crías de otros (cit. en Emlen, 1991). Así desde su descubrimiento, la explicación de estos sistemas de crianza supuso un reto a la teoría de la evolución darwiniana. La aparición del *modelo sociobiológico* (Wilson, 1975) supuso un nuevo paradigma en el estudio de

estos sistemas. Desde dicho modelo, gestado en el estudio de los insectos sociales, los sistemas de crianza cooperativos fueron entendidos como sistemas de familia extendida (Epple, 1975; Kleiman, 1977) donde los cooperantes conseguían transmitir sus genes a través de la relación genética con los familiares próximos, selección por parentesco (*kin selection*), en términos de eficacia biológica inclusiva (*inclusive fitness*) (Hamilton, 1964).

Sin embargo actualmente no se considera que la selección por parentesco suponga una explicación satisfactoria general de los sistemas de crianza cooperativa (Clutton-Brock, 2002). Tanto los hallazgos en la biología de estas especies, como un renovado interés en la relación entre los mecanismos y la función (French, 1997), han dado pie a la formulación de distintas hipótesis no basadas directamente en el parentesco, si no en los beneficios directos que los cooperantes pueden recibir (Bergmüller, Johnstone, Russell y Bshary., 2007a; Heinsohn y Legge, 1999). Desde estas aproximaciones se ha intentado unificar la comprensión de los sistemas de crianza cooperativa desde los modelos más generales de la cooperación (Bergmüller y cols., 2007a, b). Así se han planteado modelos basados en los beneficios derivados de invertir en el aumento del tamaño grupal (*group augmentation*, Clutton-Brock, 2002; Kokko, Johnstone y Clutton-Brock, 2001); hipótesis basadas en la teoría del *handicap* (Zahavi, 1977), donde el cuidado actuaría como un indicativo de la calidad (*prestige*) del cooperante (Smuts y Gubernick, 1992; Zahavi, 1995); o finalmente en el posible beneficio que los individuos obtienen al aprender y practicar el adecuado cuidado parental (Snowdon y Cronin, 2007).

En los distintos estudios en primates calitrícidos se han intentado evaluar algunas de hipótesis sobre la evolución de los sistemas de crianza cooperativa. Se ha planteado que la cooperación proporcionaría a los individuos beneficios de forma directa, permitiéndoles permanecer en el grupo (*pay to stay*), de forma que aquellos individuos que no cooperaran serían castigados (*punishment*) o expulsados (*Saguinus oedipus*, Sánchez, Peláez y Gil-Bürmann., 2002). La formulación de la aproximación conocida como *Teoría de Mercados Biológicos* (*Biological Market*, Noë y Hammerstein, 1994) mostró que la cooperación puede ser entendida como un bien intercambiable (*commodity*) cuyo valor en el grupo variaría en función de la oferta (disponibilidad de cooperantes) y la demanda (necesidad de ayuda en la crianza). Así una mayor presencia de cooperantes disminuiría el valor de estos dentro del grupo por lo que deberían pagar (mediante comportamientos cooperativos o espulgamiento) para permanecer en el grupo (*pay to stay*) (*Callithrix jacchus*; Lázaro-Perea, Arruda y Snowdon, 2004; *Saguinus mystax*, Löttker, Huck, Zinner y Heymann, 2007); cuando la presencia de cooperantes fuera baja o las condiciones ecológicas y sociales fueran más favorables para una migración, los reproductivos deberían pagar por su cooperación (*pay for help*) (*Callithrix jacchus*; Lázaro-Perea y cols., 2004; *Saguinus mystax*, Löttker y cols., 2007), recompensando a los cooperantes por su ayuda (Snowdon y Cronin, 2007).

Algunos autores han propuesto que en el caso de los machos la cooperación podría ser considerada una estrategia de cortejo (Rylands, 1982 cit. Tardif, 1997; Price, 1990), lo que se ha denominado “*pay to copulate*” (Huck, y cols., 2004), pero que podría ser englobado dentro del planteamiento más amplio de la hipótesis del prestigio (*prestige*, Zahavi, 1995). En esta idea se asume que el cuidado es una forma de

demostrar o probar el estatus social del individuo, actuando como señal de su calidad (Bergmüller y cols., 2007a; Smuts y Gubernick, 1992).

Por otro lado, según la hipótesis del aprendizaje en el cuidado parental, la cooperación en el cuidado de las crías tendría beneficios directos en la reproducción futura de los individuos. Así los individuos subordinados permanecerían en los grupos aprendiendo los comportamientos que les permitirán cuidar de sus futuras camadas (Snowdon y Cronin, 2007; Tardif, 1997). La experiencia previa como cooperantes se ha mostrado un factor importante en la supervivencia de las crías. Así las madres con experiencia como cooperantes logran mayores índices de supervivencia de sus crías (Pryce, 1996) resultado que se ha encontrado consistentemente en distintas especies de calitrícidos (revisión, Tardif, 1997). Igualmente los padres experimentados rechazan menos a sus crías que los inexpertos (Johnson, Petto y Sehgal, 1991; Washabaugh, Snowdon y Ziegler, 2002). La experiencia previa aseguraría una motivación adecuada para el cuidado de la camada en el momento inmediatamente posterior al parto (Ziegler y cols., 2000), siendo especialmente importante en las especies del género *Saguinus* donde el mayor índice de mortalidad infantil se produce en la primera semana de vida (*Saguinus oedipus*, Leong, Terrell y Savage, 2004) y donde los padres transportan a las crías inmediatamente tras el parto (*Saguinus oedipus*, Cleveland y Snowdon, 1984).

Por otro lado, se ha considerado que las especies de calitrícidos viven en hábitats saturados (Baker y Dietz, 1996; Goldizen y Terborgh, 1989; Tardif, 1997) y soportando una gran presión depredadora (Caine, 1993; Heymann, 1990; Terborgh, 1983). Para los individuos sería preferible permanecer en el grupo natal con menores, o nulas oportunidades reproductivas a la espera de heredar el territorio y/o la posición

reproductora, antes que afrontar una migración peligrosa y con bajas probabilidades de éxito (Schaffner y French, 2004; Rylands, 1996).

Finalmente, como señalábamos antes, desde la propuesta sociobiológica se han considerado los beneficios indirectos, a través de la eficacia inclusiva que los cooperantes obtendrían cuidando de sus hermanos o parientes cercanos (Hamilton, 1964; Wilson, 1975). En este sentido algunos estudios presentan resultados indicativos de que los cooperantes macho cuidan más de las crías más relacionadas con ellos (*Leontopithecus rosalia*; Baker, 1991 cit. en Tardif, 1997; *Saguinus oedipus*; Savage, Snowdon, Giraldo y Soto., 1996b). Además los últimos estudios genéticos han aportado resultados en apoyo de esta perspectiva. Por un lado se ha podido comprobar recientemente que el quimerismo de los gemelos dizigóticos se presenta también en los tejidos germinales (*Callithrix Kuhlii*, Ross y cols., 2007), lo que aumentaría el grado de parentesco habitual que se da entre familiares próximos (Haig, 1999; Ross y cols., 2007). Por otro lado los análisis genéticos realizados en los estudios de campo han obtenido indicios de paternidad múltiple dentro de un mismo parto de gemelos (*Saguinus mystax*, Huck y cols., 2005) y además han mostrado un nivel de parentesco genético próximo entre los miembros de los grupos (*Saguinus mystax*; Löttker y cols., 2004; *Callithrix jacchus*; Nievergelt y cols., 2000).

En los calitricidos el cuidado de las crías viene principalmente dado por tres actividades que podríamos llamar directas sobre las crías, como es su transporte (Price, 1992a; Digby y Barreto, 1996), la compartición de alimentos con ellas (Joyce y Snowdon, 2007; Roush y Snowdon, 2001) y la ayuda en el mantenimiento de la temperatura corporal (Snowdon, 1996; Tardif, 1997). Pero la cooperación también se

traduce indirectamente en defensa contra depredadores (Caine, 1993) o manteniendo el territorio (Lázaro-Pera., 2001). Distintos resultados señalan la importancia del cuidado cooperativo en la evolución de estas especies y la consistencia en la presentación de este rasgo. Así, ya desde la etapa juvenil (6 meses) los individuos muestran interés en las nuevas crías, permaneciendo cerca y olfateándolas, y pudiendo llegar a transportarlas durante breves secuencias (Price, 1991a; Achenbach y Snowdon, 1998). Igualmente, en los grupos grandes o cuando hay una sola cría, se ha descrito que los cooperantes compiten entre ellos para conseguir y transportar a las crías (*Saguinus oedipus*, Price, 1991a; *Saguinus labiatus*, Pryce, 1988). Finalmente estudios experimentales han demostrado que cuando los individuos son confrontados con crías no relacionadas y desconocidas para ellos, éstos las cogen y transportan (*Saguinus oedipus*, Cleveland y Snowdon, 1984; *Callithrix jacchus*, Roberts y cols., 2001a, b). Además dicho fenómeno parece producirse independientemente de que el grupo de origen del sujeto se encuentre en período de crianza (Cleveland y Snowdon, 1984).

Las particulares características reproductivas de los calitricidos, parto de gemelos, alto peso que supone la camada (14-23% en relación al de la madre) (Leutenegger, 1973) y la simultaneidad en muchas ocasiones de gestación y crianza (Ziegler y cols., 1987b), hace que las madres en estas especies tengan unas altas demandas energéticas durante el período de crianza (Tardif, 1997). Así se considera que es necesaria ayuda extra del padre y generalmente de al menos un cooperante más para asegurar la supervivencia de la camada (Kleiman, 1977; Goldizen, 1987b; Garber, 1997; sin embargo ver Rothe y Darms, 1993). Tanto en libertad como en cautividad, la presencia de cooperantes se relaciona con una mayor supervivencia de las crías (Bales y cols., 2000; Snowdon, 1996; Tardif, 1997; Cautividad: *Callithrix jacchus*, Rothe,

Koenig y Darms, 1993; *Saguinus oedipus*, Johnson, y cols., 1991; Price y McGrew, 1990; Snowdon, 1996; Libertad: *Cebuella pygmaea*, Heymann y Soini, 1999; *Saguinus fuscicollis*: Goldizen, 1988; *Saguinus oedipus*, Savage y cols., 1996b). Especialmente esta relación se ha encontrado en el caso de los machos, la supervivencia de las crías se relaciona principalmente con el número de machos adultos presentes en el grupo (Garber, 1997; Heymann, 2000; *Callithrix jacchus*, Koenig, 1995; *Leontopithecus rosalia*, Baker y cols., 1993; Bales, French y Dietz, 2002; *Saguinus mystax*, Garber, 1997; Garber, Moya y Malaga, 1984; Sussman y Garber, 1987). Esta mayor supervivencia de las crías en grupos grandes parece relacionarse con la cantidad de cuidado que reciben. Así las crías nacidas en grupos de mayor tamaño son transportadas durante más tiempo y son aprovisionadas con una mayor cantidad de alimento (Feistner y Price, 1991; Price, 1990, 1992a, sin embargo, Washabaugh y cols., 2002). Esto repercute en el desarrollo de las crías, ya que las crías en grupos grandes parecen tener períodos de dependencia menores (*Callithrix jacchus*, Ximenes y Sousa, 1996).

Las tareas de cuidado de las crías se han considerado costosas (Tardif, 1997), así el transporte de las crías se ha considerado el cuidado más costoso tras la lactancia (Altmann y Samuels, 1992). Desplazarse cargado con el peso de las crías incrementa el gasto energético por movimiento (Altmann y Samuels, 1992; Taylor, Heglund, McMahon y Looney, 1980; Tardif, 1997). Además, debido al peso, cuando transportan los tamarinos son menos ágiles, se desplazan más despacio y saltan menos (Digby y Barreto, 1996; Schradin y Anzenberger, 2001a). Este hándicap en la movilidad supone una mayor vulnerabilidad a los depredadores y una menor capacidad de forrajear durante los episodios de transporte (Price, 1992a). Así mientras se encuentran transportando los tamarinos pasan más tiempo en lugares escondidos, se mueven menos

y pasan menos tiempo forrajeando y alimentándose (*Callithrix jacchus*; Digby y Barreto, 1996; *Saguinus oedipus*; Price, 1992a; Caperos y cols., 2008; *Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 1987b). Esta reducción del forrajeo durante los episodios de transporte, puede no ser compensada, mostrando los tamarinos una reducción del forrajeo durante todo el período en que las crías son dependientes (*Saguinus mystax*, Huck y cols., 2004; *Saguinus oedipus*, Caperos, 2007). En cautividad sin embargo no aparecen diferencias en la ingesta total de los individuos durante el período de máxima dependencia de las crías (*Saguinus oedipus*, Morcillo, 2008).

En un nivel inmediato estos costos se han estudiado en el tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) a través de las variaciones en la masa corporal que muestran madres, padres y cooperantes durante el período de dependencia de las crías. Así en 3 distintas colonias, se ha encontrado que los padres y cooperantes (especialmente los machos) pierden masa corporal durante los tres primeros meses tras el nacimiento de las crías (Achenbach y Snowdon, 2002; Sánchez, Peláez, Gi-Bürmann y Kaufmann, 1999; Sánchez, Peláez, Morcillo y Gil-Bürmann, 2005; Sánchez, Peláez, Fidalgo, Morcillo y Caperos 2008a). Las pérdidas se han relacionado de manera directa con el tiempo que los individuos transportan a las crías (Sánchez y cols., 1999; sin embargo ver Achenbach y Snowdon, 2002; Morcillo, 2008) y el tamaño de la instalación (Sánchez y cols., 2005) y de forma inversa con el tamaño de grupo (Achenbach y Snowdon, 2002). Estos resultados señalan que cuanto mayor es el esfuerzo que deben realizar los tamarinos, las pérdidas de peso son mayores. Estas pérdidas de peso parecen tener relevancia biológica para los individuos ya que estudios recientes han mostrado cómo los padres podrían prepararse para estas pérdidas aumentando su masa corporal durante la gestación en dos especies de calitricidos. Así los reproductivos de marmosete común

y de tití de cabeza blanca aumentan su peso durante la gestación de la hembra reproductora (Ziegler y cols., 2006; Sánchez y cols., 2008a). Incluso estos incrementos de peso se han observado en los cooperantes macho y hembra de tití de cabeza blanca (Sánchez, Peláez, Fidalgo, Morcillo y Caperos, 2008b).

1.2 La independencia de las crías en los primates

Las crías de los mamíferos, animales altriciales, nacen en un estadio muy temprano del desarrollo, por lo que en el momento del nacimiento dependen de la provisión de varios cuidados para su supervivencia. El cuidado parental incluye todos los comportamientos realizados por los progenitores que incrementan la eficacia biológica de sus crías (Clutton-Brock, 1991). Los progenitores despliegan distintos comportamientos que satisfacen las necesidades de sus crías; contacto y termorregulación, alimentación (en primer lugar a través de la lactancia y la posterior provisión de alimentos), protección contra depredadores o conespecíficos, transporte (Strier, 2007) y, finalmente, proporcionando una base de seguridad emocional (*infant attachment*, Bowlby, 1969).

En el caso de los primates el proceso de crecimiento y maduración es más largo que en otros mamíferos de tamaño similar (Harvey y Clutton-Brock, 1985; Kappeler, Pereira y van Schaik, 2003). La extensa duración de este período se ha relacionado con el esfuerzo necesario para adquirir las habilidades conductuales y sociales para sobrevivir en los ambientes dinámicos y complejos que caracterizan a estas especies (Watts y Pusey, 1993). Además, durante la infancia, estas especies afrontan un período con un alto riesgo de mortalidad (*Lemur catta*, Gould, Sussman y Sauther, 2003; *Papio cynocephalus*, Altmann, Altmann, Hausfater y McCusky, 1977; *M. fuscata*, Mori, 1979; Itoigawa y cols., 1992; *Pan troglodytes*, Boesch y Boesch-Achermann., 2000). La relación social primera, más intensa y larga que establecen las crías de los primates es con su madre (Fedigan, 1982; Strier, 2007), dependen de ellas para la alimentación,

protección y compañía, y se ven afectadas por la condición nutricional y la salud materna (Mori, 1979). Mientras que son dependientes, las crías deben aprender las técnicas de forrajeo, las opciones de alimentación y las habilidades sociales que aumentarán sus posibilidades de supervivencia como adultos (Mason, 1979; Altmann, 1978). Todos estos cuidados suponen una actividad prolongada y de elevado costo energético para las madres (Altmann, 1980).

El tiempo que transcurre desde el nacimiento hasta la autonomía de las crías es un período de gran importancia en el estudio del desarrollo comportamental, al ocurrir la transición desde un estado de completa dependencia de los cuidados parentales hasta que las crías pueden valerse por sí mismas (Counsilman, Lim y Martin, 1985; Martin, 1984, 1985). Este período es conocido como proceso de destete (Martin, 1984). Aunque en un sentido restrictivo el destete es un período relativamente corto en el que los mamíferos pasan de la ingestión de leche materna a la comida sólida, en un sentido amplio el destete incluye todos los cambios nutricionales, morfológicos, fisiológicos y conductuales necesarios para la transición a la independencia adulta (Galef, 1981 cit. en Martin 1984; Lee, 1996). El destete implica para las crías la adquisición de las habilidades necesarias para la supervivencia y conlleva una reducción del cuidado parental que reciben (Altmann, 1980; Fedigan, 1982). Se ha considerado que este proceso ocurre durante el período donde la reducción en el cuidado parental es máxima (Martin 1984; Lee, 1996). Asociado a esta reducción del cuidado, numerosos estudios han documentado la aparición de un agudo conflicto conductual entre las crías y sus madres, caracterizado por altos niveles de rechazo maternal y angustia infantil (Altmann, 1980; Hinde, 1974; Hinde y Spencer-Booth, 1967; Lee, 1987; Nash, 1978). Este conflicto conductual se ha encontrado en distintas especies de primates y las

variaciones en su intensidad y su desarrollo, así como las explicaciones propuestas para este fenómeno han sido dispares (revisión en Maestripieri, 2002).

1.2.1 Inversión maternal y conflicto

El valor reproductivo (*reproductive value*) de un individuo viene dado por la suma de sus posibilidades reproductivas, tanto presentes como futuras (Fisher, 1930). Por tanto, el esfuerzo reproductivo realizado en un momento determinado supone una disminución del valor reproductivo residual del individuo (*residual reproductive value*, Williams, 1966). Trivers (1972) integró los conceptos de cuidado parental y de valor reproductivo residual en el concepto de inversión parental (*parental investment*), definiéndolo como cualquier cuidado dado por el progenitor a la cría que aumenta las posibilidades de supervivencia de ésta, a la vez que reduce la habilidad del progenitor para invertir en futuras camadas. A partir de este concepto, Trivers (1974) aportó un marco dentro de la sociobiología para comprender los conflictos observados en distintas especies entre los progenitores y sus crías: la *Teoría del Conflicto Parento-Filial* (*Parent-Offspring Conflict*, POC). Partiendo del concepto de inversión parental (Trivers, 1972), dado que el esfuerzo dedicado en cada camada supone una reducción en el valor reproductivo residual, el interés de los padres será repartir su inversión entre todas sus camadas maximizando el éxito reproductivo a lo largo de su vida (*lifetime reproductive success*) (Trivers, 1974). Sin embargo el interés de las crías estará en obtener la máxima inversión durante su propia crianza. A partir de la noción de eficacia biológica inclusiva (*inclusive fitness*, Hamilton, 1964), Trivers consideró la existencia de un conflicto de intereses fundamental a nivel genético, debido a la relación genética

diferencial entre progenitores y crías y de los hermanos entre ellos. Así, mientras que los padres tienen la misma relación genética con cualquiera de sus hijos ($r=0,5$), los hijos están dos veces más relacionados con ellos mismos (1) que con sus hermanos ($r=0,5$). Los padres invertirán por igual en cualquier camada mientras que las crías demandarán el doble de inversión durante su crianza. El momento que marcaría el final de la inversión parental, donde los beneficios y costos de invertir se igualan, será distinto para los padres y su cría. Mientras que los padres invertirán en una cría hasta que los costos se igualen con los beneficios ($B = C$), la cría obtendría beneficios hasta que los costos de los padres por su inversión duplicaran sus beneficios ($2B = C$).

El punto principal en el desarrollo del conflicto (POC) es que las crías van a intentar obtener una inversión mayor de la que sus progenitores están seleccionados para dar (Trivers, 1974). Así tras el parto y hasta que finaliza el proceso de destete el desacuerdo entre cría y progenitores se produce tanto por la duración del período en que la cría recibe inversión, como en la cantidad de inversión recibida. El interés de las crías será alargar el período de dependencia, intentando además maximizar la inversión que reciben en cada momento del desarrollo reclamando mayores cuidados (Trivers, 1974 y 1985; Krebs y Dawkins, 1984), mediante demandas y rabietas (*tantrums*) (Altmann, 1980; Goodall, 1986). Desde la perspectiva de la madre, sin embargo cuanto antes su cría se independice, comience a alimentarse por sí misma y deje de suponer una carga, antes podrá volver reproducirse de nuevo (Strier, 2007), por lo que los progenitores intentarán modelar el comportamiento de sus crías hacia su mayor beneficio (Trivers, 1974).

La lactancia ha sido una de las principales variables estudiadas en la literatura de las interacciones entre madres y crías y del conflicto. Por un lado la lactancia se ha considerado la actividad más costosa de la reproducción y por tanto la mejor medida de la inversión maternal (Martin, 1984). Por otro lado, un momento clave en el conflicto es aquel en el que la madre vuelve a ser fértil y puede concebir de nuevo, desplazando el esfuerzo reproductivo hacia la siguiente camada (Clutton-Brock, 1991; Worlein, Eaton, Johnson y Glick, 1988). Desde la perspectiva del POC se plantea que las crías intentarán prolongar el período en el que reciben inversión retrasando la transición en el esfuerzo reproductivo de su madre, estresándola física y fisiológicamente (Gomendio, 1991). La lactancia parece ser el mecanismo próximo más habitual por el que las crías pueden retrasar la siguiente concepción de sus madres (Short, 1984). En la mayoría de las especies de primates la lactancia aumenta el tiempo entre nacimientos (*IBI*, *interbirth interval*) (Altmann, Altmann y Hausfater, 1978; Gomendio, 1991; Lee, 1987; Worlein y cols., 1988; Lee, 1987). La estimulación sobre el pezón durante la lactancia inhibe el patrón normal de secreción del factor liberador de gonadotropinas (GnRH) y consecuentemente de hormona luteinizante (LH), impidiendo el crecimiento normal de los folículos y por tanto la ovulación (McNeilly, 1997, 2001). Mientras la lactancia continúa no se produce desarrollo folicular (McNeilly, 2001) y las madres no vuelven a ser fértiles hasta que la frecuencia de estimulación en el pezón decae o la latencia entre episodios aumenta (Berman, Rasmussen y Suomi, 1993). Así las crías pueden intentar manipular este efecto demandando lactancia e impidiendo que sus madres comiencen a invertir en un nuevo evento reproductivo (Gomendio, 1991; Lee, 1987; Worlein y cols., 1988). Sin embargo las madres que consiguen reducir la lactancia de su cría, mediante rechazos y agresiones, tienen una mayor probabilidad de ovular y concebir durante la siguiente estación reproductiva (Gomendio, 1991).

No sólo la lactancia va a influir en la duración de la amenorrea postparto, el estrés fisiológico al que está sometido la madre también va a influir en la capacidad de la madre de ovular y concebir de nuevo (Valeggia y Ellison, 2001). Aquellas madres en peor condición energética tras la crianza no serán capaces de ovular hasta haber recuperado una adecuada masa corporal (*Papio Anubis*, Bercovitch, 1987; *Macaca fuscata*, Mori, 1979). El efecto de la situación energética de la madre puede observarse en babuinos donde el período de amenorrea postparto es más corto en los años de lluvias copiosas cuando la alimentación es más abundante (*Papio cynocephalus*, Altmann y cols., 1978). Así algunos autores han propuesto que las crías también podrían estresar físicamente a sus madres a través del transporte (Jurke y Pryce, 1994) o retrasar la concepción de sus madres interfiriendo físicamente en los intentos de apareamiento (Blurton-Jones y da Costa, 1987; Clutton-Brock y Harvey, 1976; Niemeyer y Anderson, 1983).

Aunque muchos estudios han hecho hincapié en la relación madre cría entorno a la lactancia, los primeros estudios sobre las relaciones dinámicas entre las crías y sus madres se centraron en el estudio de los tiempos de contacto y la responsabilidad en el mantenimiento de éste (Hinde, 1969; Hinde y Spencer-Booth, 1967; Hinde y Atkinson, 1970). El contacto entre la madre y la cría también puede considerarse una buena medida de inversión maternal, tanto por el costo que supone para la madre en términos de tiempo, como por la termorregulación (Schino y Troisi, 1998) y seguridad que proporciona a la cría (*attachment*, Bowlby, 1969). En los estudios pioneros, Hinde y Spencer-Booth (1967) desarrollaron una serie de índices para describir el desarrollo ontogenético de la interacción entre la madre y su cría. Estos índices permitían dar

cuenta tanto de la responsabilidad en el mantenimiento de una actividad como el contacto o la proximidad, o frecuencia relativa de los rechazos de la madre. Estos índices pretendían proporcionar una medida que no se viera influida por los cambios en el nivel de actividad de la cría que se producen en el desarrollo. Los estudios han mostrado que durante un primer período tras el parto la madre es la principal responsable del mantenimiento del contacto. Posteriormente, sin embargo, comienza a rechazar a su cría y alejarse de ella, mientras que la cría responde a estos cambios mostrando señales de estrés y comienza a ser la principal responsable del mantenimiento del contacto con su madre (*Macaca mulatta*, Hinde y Spencer-Booth, 1967; Hinde, 1983; *Macaca fascicularis*, Nakamichi, 1996). Así mediante el distanciamiento gradual de su cría, la madre parece ser la principal promotora de la independencia (*Macaca mulatta*, Hinde y Spencer-Booth, 1967).

Sin embargo, a pesar de la consistente observación de conflicto entre las crías y sus madres en distintas especies de primates, muchos autores han concluido que sus resultados no pueden ser explicados por el modelo del conflicto (Altmann, 1980; Gomendio, 1991; Jurke y Pryce, 1994; Nowell y Fletcher, 2007). Así, el contraste empírico de las predicciones de esta hipótesis se ha encontrado con dos objeciones principalmente. En primer lugar, existe una dificultad en la operativización de variables del conflicto, como la inversión parental, la medida de los beneficios y los costos de los comportamientos en la cría o en el éxito reproductivo de los padres, lo que se ha intentado salvar a través de métodos indirectos para medir estas variables (Stamps y Metcalf, 1980). Por otro lado el modelo proporciona pocas predicciones comprobables (Kilner y Hinde, 2008), lo que ha llevado en algunas ocasiones (Altmann, 1980; Barrett, Dunbar y Dunbar, 1995) al contraste de hipótesis que no pueden considerarse

excluyentes con este modelo (Maestripieri, 2002). Sin embargo, sí podemos decir que las mayores discrepancias con el modelo del POC han surgido al situar éste en un entorno ecológico y social complejo que afecta a las características de la interacción madre-cría, lo que ha dado pie a interesantes aportaciones en la comprensión del proceso de destete (Altmann, 1980; Gomendio, 1991; Lee, 1996).

Frente al modelo del conflicto genético, Altmann (1980) ha propuesto la hipótesis de la sincronización de la inversión (*timing hypothesis*), en la que se considera que el nacimiento de la cría supone una disrupción en la vida de la madre, que tiene que acomodarse a la nueva situación. La lactancia impone por un lado una demanda energética que debe ser compensada con un aumento del forrajeo y la alimentación (Altmann, 1980) y además una demanda de tiempo para que la cría lacte (Altmann, 1980; Barrett, Halliday y Henzi, 2006; Dunbar y Dunbar, 1988; Silk, Rendall, Cheney y Seyfarth, 2003). De esta forma la madre debería ajustar sus presupuestos de tiempo y energía y adaptar las demandas de lactancia de la cría a esta situación (Altmann, 1980; Dunbar, Hannah-Stewart y Dunbar, 2002; Barrett y cols., 2006). Sería esta acomodación de la lactancia de la cría a los presupuestos de tiempo de la madre lo que daría pie al conflicto conductual, considerado como un proceso en el que la cría aprende en qué momentos puede conseguir la inversión con mayor facilidad (Altmann, 1980). Sin embargo esta perspectiva no puede considerarse excluyente con el modelo del conflicto parento-filial (Barrett y cols., 1995; Maestripieri, 2002). Por un lado la acomodación de la lactancia de la cría a los presupuestos de tiempo de la madre no es incompatible con una reducción de la inversión (Barrett y cols., 1995; Maestripieri, 2002). Por otro lado es importante señalar que la inversión en la cría no puede ser definida exclusivamente desde la lactancia ya que el conflicto conductual puede

aparecer asociado a otras formas de inversión (transporte, Altmann y Samuels, 1992; protección, Maestripieri, 1994; termorregulación, Schino y Troisi, 1998). De esta forma, según el momento de desarrollo en que se encuentre la cría, el conflicto aparecerá en relación a los distintos recursos principales en ese estadio (Simpson, Simpson y Howe., 1986).

Aunque ya Trivers en su trabajo inicial (1974) planteaba que el comportamiento en la interacción progenitor-cría debe ajustarse a las variaciones de la condición de la madre o de la cría, la controversia que suscitó Altmann (1980) incentivó el estudio de los determinantes sociales y energéticos en el proceso de destete. Numerosos trabajos mostraron la flexibilidad de la interacción madre-cría en su ajuste tanto al grado de desarrollo de la cría como a la condición energética de su madre (Altmann, 1980; Barrett y Henzi, 2000; Dunbar y Dunbar, 1988; Gomendio, 1991; Hauser y Fairbanks, 1988; Lee, 1984; Lycett, Henzi y Barrett, 1998; Maestripieri, 1994). Los estudios han destacado las restricciones que el desarrollo de la cría impone a la independencia, cada paso gradual de independencia necesitará de un nivel adecuado de desarrollo para sostenerlo. Por ejemplo el paso a la ingesta de alimentos sólidos precisa de cambios fisiológicos (de la fisiología del intestino), metabólicos (de la actividad enzimática) y morfológicos (el desarrollo de los dientes de leche), que permitan su ingestión eficiente (Bateson, 1994; Godfrey, Samonds, Jungers y Sutherland., 2001; Lee, Majluf y Gordon, 1991; Lee, 1996). De forma similar mientras la dependencia nutricional es total, la independencia locomotora de la cría puede ser más costosa energéticamente para la madre que seguir transportando a su cría (*Papio cynocephalus*, Altmann y Samuels, 1992; *Homo sapiens*, Kramer, 1998). Desde esta perspectiva algunos autores han planteado que antes de que se complete el destete la cría debe alcanzar un determinado

desarrollo corporal que asegure su supervivencia (Bowman y Lee, 1995; Garcia, Lee y Rosetta, 2009; Lee, 1996). Por tanto la capacidad de la madre para satisfacer las necesidades de su cría determinará el ritmo de crecimiento y desarrollo, y la duración del proceso de destete. Las madres en buena condición independizarán a sus crías antes y con una masa corporal adecuada, mientras que las crías de madres en peores condiciones serán independientes con un grado menor de maduración o bien el proceso de independencia será más largo (Lee y cols., 1991; *Cercopithecus aethiops*, Hauser y Fairbanks, 1986; Lee, 1984; *Papio cynocephalus*, Lycett y cols., 1998; *Gorilla gorilla gorilla*, Nowell y Fletcher, 2007). En casos extremos la madre puede llegar al abandono de su cría ante la incapacidad de seguir manteniendo la lactancia (Lee y cols., 1991; Lee, 1996). Esta relación entre la condición de la madre, el desarrollo de la cría y la duración del proceso de independencia se ha encontrado en algunos estudios en libertad (*Cercopithecus aethiops*, Hauser y Fairbanks, 1988; Fairbanks y McGuire, 1995; Lee, 1984) y ha sido probada experimentalmente en cobayas (*Cavia porcellus*, Laurien-Kehnen y Trillmich, 2004). Así se considera que la disponibilidad de alimento va a suponer un factor determinante de la condición física de la madre y por tanto en su capacidad para invertir adecuadamente en su cría (Lee, 1996; Lycett y cols., 1998; Dunbar y cols., 2002), pero también, desde la perspectiva de la cría, se considera que la falta de alimentos convenientes, motivarían menos a la cría, retrasando el inicio de la alimentación independiente (Barrett y Henzi, 2000).

En definitiva el conflicto parento-filial durante el proceso de independencia va a venir mediado por el contexto situacional en el que se produzca, por lo que las interacciones entre la madre y la cría y el final de la inversión va a tener en cuenta distintos factores como el crecimiento y necesidades de la cría, la condición física de la

madre o los riesgos ambientales (Ahnert, 2005; Bowman y Lee 1995; Fairbanks, 1996; Gomendio, 1991; Lee, 1996). Por tanto, la perspectiva del conflicto genético acorde con el modelo de Trivers (1974) sigue estando vigente (Maestripieri, 2002), aunque los diferentes contextos energéticos y sociales van actuar modificando el desarrollo conductual y la intensidad de dicho conflicto (Babbitt y Packard, 1990; Hauser y Fairbanks, 1988; Lee, 1984; Maestripieri, 2002).

1.3 El conflicto en el sistema de crianza cooperativa del Tití de Cabeza

Blanca

Al igual que otros primates las crías de Tití de Cabeza Blanca (TCB) pasan por un período de infancia largo (Hartwig, 1996), considerándose el fin de la etapa infantil y el inicio de la juvenil los 6 meses (Cleveland y Snowdon, 1984; Price, 1992a). Las crías de TCB pueden llegar a mamar hasta el mes quinto de desarrollo, aunque durante este período la lactancia suele representar menos de un 3 % del tiempo, y habitualmente se considera que el destete ha concluido en la semana 15 (Cleveland y Snowdon, 1984). En este período las crías crecen rápidamente alcanzando entre un 40 % a un 50 % el peso adulto en el destete (Tardif, Harrison y Simek, 1993; Ginther, Carlson, Ziegler y Snowdon, 2002).

Como se explicó previamente, en el caso de los calitrícidos la crianza cooperativa se ha considerado principalmente en relación a tres cuidados directos sobre las crías, el transporte, la ayuda a la termorregulación y la compartición de alimento (Tardif, 1997; Snowdon, 1996). Además de estos cuidados algunos estudios han mostrado cómo en el TCB los padres y cooperantes sirven a las crías como figura de apego y seguridad durante el desarrollo (Kostan y Snowdon, 2002). Desde el nacimiento las crías muestran el reflejo de agarre que les permite engancharse al pelaje de otros individuos, así son transportadas por otros individuos distintos de la madre y transferidas de unos a otros desde el mismo día del parto (Tardif, 1997; Price, 1991a). El transporte de las crías se produce durante el primer mes de forma continua y durante el segundo mes las crías comienzan a mostrar una creciente independencia locomotora

que concluye en la semana 15 a partir de la cual las crías sólo son transportadas esporádicamente (Cleveland y Snowdon, 1984; Tardif, Carson y Gangaware, 1990 y 1992). En el transporte de las crías participan todos los miembros adultos y subadultos del grupo, principalmente los padres y los cooperantes macho adultos (Cleveland y Snowdon, 1984; Tardif y cols., 1990, 1992). Sin embargo los estudios muestran una gran variación en los distintos grupos en la contribución que realizan al transporte de las crías tanto los progenitores como los cooperantes (Washabaugh y cols., 2002). Por otro lado, en el momento del nacimiento y durante las primeras semanas las crías de TCB son incapaces de mantener una temperatura corporal adecuada por sí mismas por lo que, además del propio transporte, el contacto con las crías ayuda a éstas a su termorregulación (Kirkwood y Stathatos, 1992; Miller, Bales, Ramos y Dietz, 2006; Snowdon, 1996; Snowdon y Soini, 1988).

A partir del segundo mes las crías de TCB comienzan a ingerir comida sólida, la mayor parte de la cual proviene de donaciones de alimento de los progenitores y los cooperantes (Feistner y Chamove, 1986; Joyce y Snowdon, 2007). Las donaciones de alimento se consideran un punto clave en el proceso de destete ya que promueven la independencia nutricional potenciando el aprendizaje de los distintos tipos de alimento (Brown, Almond y van Bergen, 2004; Joyce y Snowdon, 2007). Así en el TCB y en otras especies de calitricidos se ha encontrado que los cuidadores suelen donar preferentemente alimentos ricos energéticamente y aquellos novedosos o escasos (*Leontopithecus rosalia*, Rapaport, 2006; *Saguinus oedipus*, Feistner y Chamove, 1986; Joyce y Snowdon, 2007). En el TCB la mayor cantidad de transferencias de alimento se produce durante el tercer mes, alcanzando un máximo en la semana 12 (Feistner y Price, 1991; Joyce y Snowdon, 2007). A partir de ahí las crías toman cada vez más alimento

por sí mismas y en el 5º mes tan sólo un tercio de la comida ingerida es obtenido a través de donaciones (Roush y Snowdon, 2001).

La mayor parte de los estudios concluyen que los cuidados realizados por padres y cooperantes redundan en una mayor supervivencia de las crías (Bales y cols., 2000; Snowdon, 1996; Tardif, 1997; cautividad: *Callithrix jacchus*, Rothe y cols., 1993; *Saguinus oedipus*, Johnson y cols., 1991a; Price y McGrew, 1990; Snowdon, 1996; libertad: *Cebuella pygmaea*, Heymann y Soini, 1999; *Saguinus fuscicollis*: Goldizen, 1988; *Saguinus oedipus*, Savage y cols., 1996b) y en un acortamiento del período de dependencia (*Callithrix jacchus*, Ximenes y Sousa, 1996). Además, el cuidado inadecuado de la camada se relaciona con un menor crecimiento y desarrollo físico de las crías (*Callithrix jacchus*, Johnson y cols., 1996a).

Los costos de la reproducción de las hembras de calitrícidos se han considerado muy elevados (Tardif, 1997). La gestación en el TCB tienen una duración de 184 días (Ziegler y cols., 1987b), extremadamente larga en relación a su peso (Hartwig, 1996). Posteriormente al parto las madres afrontan una inversión en la lactancia que es doble debido al habitual nacimiento de gemelos (Kirkwood y Stathatos, 1992; Washabaugh y cols., 2002), además, junto al resto de cooperantes, participan en el transporte de las crías (*Saguinus oedipus*, Cleveland y Snowdon, 1984; Savage y cols., 1996b) y en la compartición de alimento con ellas (*Saguinus oedipus*, Roush y Snowdon, 2001). Todos estos cuidados suponen una actividad con un alto costo energético para las madres que llegan a duplicar su ingesta durante el período postparto (*Saguinus oedipus*, Kirkwood y Stathatos, 1992), siendo mayor el incremento de ingesta cuando se cuidan dos crías en vez de una (*Saguinus oedipus*, Morcillo, Sánchez, Peláez, Fidalgo y Caperos, 2008). El

costo de estos cuidados puede suponer un perjuicio, reduciendo el potencial reproductivo de las madres, una condición física inadecuada se relaciona con un menor número de ovulaciones (*Callithrix jacchus*, Tardif y Jaquish, 1997), un mayor número de abortos espontáneos (*Callithrix jacchus*, Tardif, Ziegler, Power y Layne, 2005; *Saguinus oedipus*, Savage y cols., 1997) y una reducción del tamaño de la camada (*Leontopithecus rosalia*, Bales y cols., 2000; *Saguinus oedipus*, Kirkwood, 1983; *Callithrix jacchus*, Tardif y Jaquish, 1997; *Saguinus nigricollis*, de la Torre, Campos y Vries, 1995). Por ejemplo en el caso de los tamarinos, que en cautividad son capaces de producir dos camadas al año, en las condiciones energéticamente más restrictivas de libertad producen sólo una (revisión en Digby y cols., 2007), y sólo son capaces de sostener dos camadas consecutivas en condiciones de una gran abundancia de alimentos (Savage, 1990; Savage y cols., 1996a, 1997). Dado que las demandas energéticas durante el período postparto pueden suponer un retraso o impedir la próxima reproducción, las madres balancearán los costos y beneficios entre la camada presente y las siguientes, reduciendo su inversión siempre que les sea posible (Bales y cols., 2002; Fite y cols., 2005a y b).

A pesar que el período de amenorrea postparto en cautividad es casi inexistente (*Callithrix kuhlii*, French y cols., 1996; *Callithrix jacchus*, Lunn y McNeilly, 1982; *Saguinus oedipus*, Ziegler y cols., 1987b), la magnitud del esfuerzo en la lactancia puede atrasar o adelantar esta primera ovulación postparto. Las madres que amamantan dos crías presentan un intervalo de infertilidad postparto dos veces más largo que las madres que amamantan a una sola cría, además el esfuerzo de lactancia se relaciona positivamente con el momento de ocurrencia de la primera ovulación postparto (*Saguinus oedipus*, Ziegler y cols., 1990a, b). Igualmente la muerte postnatal de las

crías adelanta la ovulación postparto de sus madres (*Saguinus oedipus*, *Saguinus imperator* y *Leontopithecus rosalia*, Baker y Woods, 1992; sin embargo ver: Lunn y McNeilly, 1982, en *Callithrix jacchus*). Por tanto una reducción temprana o un menor esfuerzo de lactancia parece relacionarse con el adelanto del siguiente evento reproductivo.

La reducción del transporte parece relacionada con la capacidad de las madres para asumir una nueva concepción. Así la concepción durante el período de máxima dependencia de las crías se relaciona con una disminución del esfuerzo de transporte (*Callithrix kuhlii*, Fite y cols., 2005a, b). Las hembras gestantes presentan una menor motivación para transportar a las crías que en el período inmediatamente posterior al parto y esta motivación disminuye al avanzar la gestación (*Callithrix jacchus*, Saltzman y Abbott, 2005). Recientemente Fite y colaboradores (2005a) han relacionado estas transiciones en el esfuerzo de transporte, en función de la concepción postparto, con los niveles de testosterona de sus madres. Así, aquellas madres que conciben durante el período de máxima dependencia de sus crías (primer mes) muestran una elevación en sus niveles de testosterona y una reducción del tiempo que pasan transportando a sus crías. Además los niveles de dicha hormona se relacionan con el esfuerzo de transporte de las madres. En este sentido Jurke y Pryce (1994) consideran que en *Callimico* el transporte y no la lactancia sería la principal fuente conflicto entre las crías y sus madres. La reducción del transporte sería significativa tanto por el costo energético del propio transporte (Tardif, 1997), como por el impedimento que supone para el forrajeo (*Saguinus oedipus*, Caperos, 2007; *Callithrix jacchus*, Digby y Barreto, 1996) y para la alimentación (*Saguinus oedipus*, Price, 1992a; Sánchez, 1997).

En el caso de los padres y cooperantes, éstos realizan parte del cuidado de la camada y son también responsables de la promoción y regulación de la independencia de las crías (*Callithrix jacchus*, Ingram, 1977; Locke-Haydon y Chalmers, 1983). Además sirven a las crías como figura de “*attachment*” proporcionándoles seguridad emocional ante situaciones estresantes (*Saguinus oedipus*, Kostan y Snowdon, 2002). Los padres y cooperantes realizan la mayor parte del transporte de las crías durante las primeras semanas hasta que comienza la independencia locomotora (*Saguinus oedipus*, McGrew, 1988; Tardif y cols., 1990; Price, 1992c; Washabaugh y cols., 2002). Cargar con la cría supone coste para los padres y cooperantes y es habitual observarles rechazando e intentando quitarse a las crías de encima (*Saguinus oedipus*, Price, 1991a; Johnson y cols., 1991a). Como hemos visto, estos cuidados conlleva costos que padres y cooperantes asumen (Tardif, 1997). Incluso en cautividad estos cuidados se han relacionado con pérdidas de peso (Achenbach y Snowdon, 2002; Sánchez y cols., 1999, 2005). Durante los primeros dos meses posteriores al parto los padres y cooperantes de tití de cabeza blanca muestran pérdidas de peso relacionadas con su esfuerzo de transporte de las crías (*Saguinus oedipus*, Sánchez y cols., 1999). La masa corporal es una variable altamente relacionada con la supervivencia, y por tanto la existencia de costos relacionados con la crianza en forma de pérdidas de peso podría considerarse un indicador del valor de supervivencia que podría tener un efecto sobre el valor reproductivo residual de los individuos implicados. Además del transporte, otros factores podrían estar resultando costosos para los padres y cooperantes, ya que las pérdidas de peso pueden prolongarse más allá del período de máximo transporte, pudiendo encontrarse hasta el tercer mes tras el parto (*Saguinus oedipus*, Sánchez y cols., 2008b). Las donaciones de alimento comienzan al final del primer mes (semanas 4-6) y está descrito que alcanzan su máximo entorno al mes tercero (semanas 10-12)

(*Saguinus oedipus*, Cleveland y Snowdon, 1984; Feistner y Price, 1991; Roush y Snowdon, 2001). La pérdida de alimento por las donaciones a las crías se ha propuesto que podría ser costoso (Joyce y Snowdon, 2007), y se ha considerado un factor que puede disminuir la ingesta energética de los cooperantes (*Saguinus oedipus*, Morcillo, 2008), no sólo cuantitativa, si no también cualitativa, dada la mayor donación de alimentos preferidos y ricos energéticamente (*Leontopithecus rosalia*: Rapaport, 2006; *Saguinus oedipus*, Feistner y Chamove, 1986; Joyce y Snowdon, 2007).

Para concluir, el reciente descubrimiento de que los padres y cooperantes parecen prepararse durante la gestación de la hembra reproductora para el esfuerzo físico de la crianza (*Callithrix jacchus* y *Saguinus oedipus*, Sánchez y cols., 2008a, b; Ziegler y cols., 2006), podría señalarnos también un momento de transición de la inversión de la camada presente a la futura. Así, en el último trimestre de gestación, los padres de tití de cabeza blanca aumentan su peso un 5,4 % de media (*Saguinus oedipus*, Sánchez y cols., 2008a). Un aumento similar se ha encontrado en los cooperantes adultos, tanto machos como hembras (*Saguinus oedipus*, Sánchez y cols., 2008b). Por tanto, el período de gestación parece ser importante para los padres y cooperantes como preparatorio de la inversión en la futura camada, por lo que la presencia de crías en las que se debe invertir podría dificultar o impedir dicha preparación.

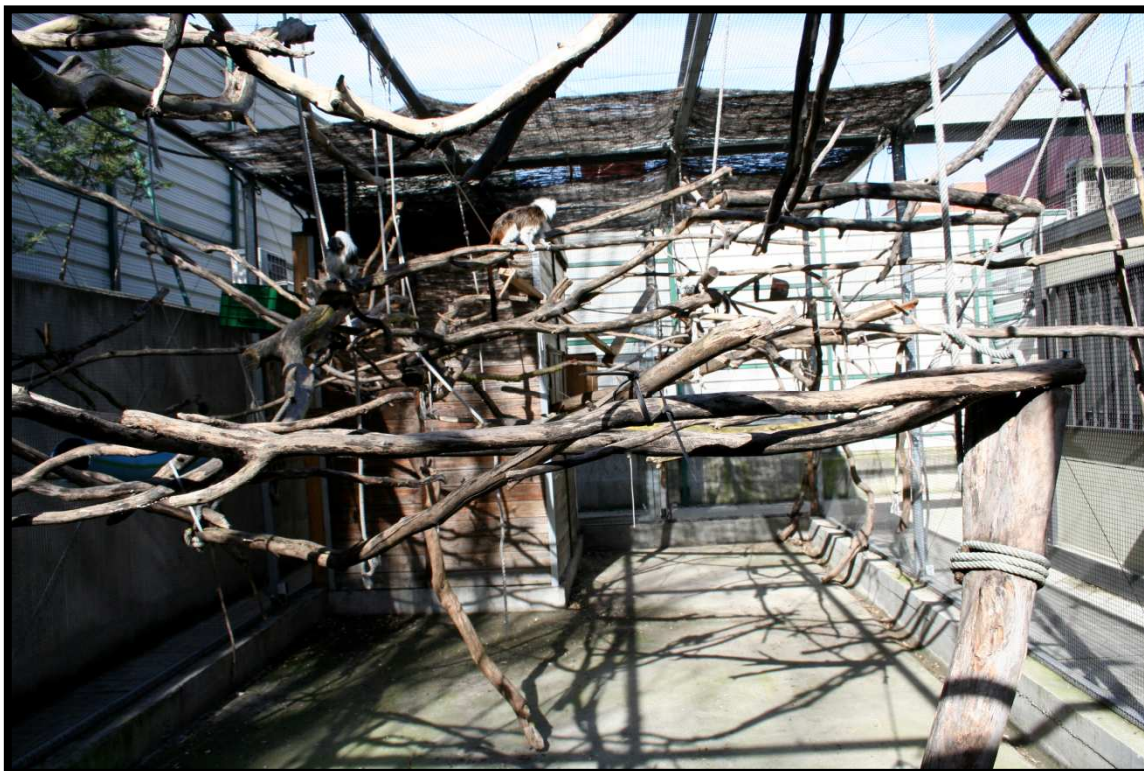
1.4 Objetivo e hipótesis

Las madres de los calitrícidos, a diferencia de otros primates, presentan unas particulares características reproductivas que les permiten simultanear en el tiempo dos eventos reproductivos sucesivos (Ziegler y cols., 1987b) lo que constituye una excepción de gran interés en relación al estudio del conflicto y del proceso de independencia de las crías. Además, la presencia de un sistema de crianza cooperativa donde todos los miembros del grupo participan en la crianza e independencia de las crías, añade una característica poco habitual en el estudio de este proceso. Así, no sólo las madres, si no los cooperantes y en particular los padres, cuidan a las crías asumiendo costos en relación a la crianza (Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999 y 2005), lo que podría afectar a su propia supervivencia y reproducción. De esta manera los calitrícidos presentan un modelo único dentro de los primates donde estudiar el proceso de independencia y el conflicto parento-filial.

Desde la **Hipótesis del Conflicto** de Trivers (1974) se asume que las crías y los progenitores poseen intereses divergentes a lo largo del proceso de independencia, las crías intentando obtener una mayor inversión y prolongar el período de dependencia y los progenitores tratando de reducirla. Esperamos por tanto la aparición de un conflicto conductual de las crías con ambos progenitores en relación a la cantidad y la duración de inversión recibida en cada cuidado parental (lactancia, transporte y compartición de alimento). El conflicto se producirá cuando las crías demanden más cuidado y durante más tiempo que el que los progenitores están dispuestos a proporcionar (Trivers, 1974).

Dadas las diferencias entre madres y padres en la inversión que realizan esperamos que el conflicto de las crías con cada uno de ellos se produzca en momentos diferentes del desarrollo. Cabría esperar que la transición a un nuevo evento reproductivo de las madres durante el primer mes conduzca a un conflicto conductual temprano al intentar reducir la inversión. Ya que algunos estudios han relacionado las concentraciones de testosterona de las madres con las transiciones en la inversión en el transporte de las crías (*Callithrix Kuhl*i, Fite y cols., 2005a) se explorará su relación con el transporte en este sentido.

Por otro lado la reducción del cuidado de las crías debería relacionarse con una mejora de la condición física (masa corporal) y de la alimentación de los progenitores. En este sentido se ha planteado que el costo que el cuidado de la cría implica se hace especialmente relevante en contextos en que las conductas de cuidado suponen un impedimento para otras actividades vitales para la supervivencia como es la alimentación (Altmann, 1980). Por ello esperamos que en contextos de alimentación el conflicto conductual entre las crías y sus progenitores sea más intenso.



Recintos exteriores de la Colonia de Tití de Cabeza Blanca de la UAM

MATERIAL Y MÉTODOS

2. Material y métodos

2.1 Instalaciones

Todos los animales utilizados en este estudio pertenecen a la Facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid (UAM) y proceden de la colonia del Centro Alemán de Primates (Deutschen Primatenzentrum, DPZ), en Göttingen (Alemania), en virtud del acuerdo de colaboración entre ambos centros. Durante el período de estudio los animales estuvieron alojados en la colonia de tití de cabeza blanca de la Facultad de Psicología de la UAM, anexo al Gabinete Veterinario de la UAM, situado en la Facultad de Medicina de dicha Universidad, bajo la supervisión de la Dra. M^a del Carmen Fernández Criado. En dichas instalaciones los primates están sometidos a control veterinario y los cuidados del personal especializado de dicho gabinete.

La instalación de la Colonia de Tití de Cabeza Blanca consta de tres jaulones, en cada uno de los cuales se encuentra alojada una familia de animales, aisladas visual y olfativamente, aunque no acústicamente entre sí. Los jaulones constan de un amplio recinto exterior (recintos A y B: 43,0 m² x 3,3 m; recinto C: 7,2 m² x 3,0 m), y de un cobijo interior (recintos A, B y C: 3,5 m² x 2,2 m) que permanece a temperatura (26°) y ciclo luz/oscuridad (12D:12N) constante todo el año. Ambos recintos constan de ramas, cuerdas, tubos y otros elementos de enriquecimiento ambiental y disponen de bebederos automáticos que suministran agua *ad libitum*; además los cobijos interiores cuentan con una caja nido (7,5 m² x 0,2 m) como dormitorio. La comunicación entre los recintos

interior-exterior se realiza mediante dos agujeros de comunicación de 6 cm de radio, que permanecen francos todo el año.

La composición de la alimentación y los horarios de alimentación se realizan siguiendo el protocolo realizado en el DPZ (Sánchez, 1997) mediante dos tomas diarias de papilla a las 8:00 y a las 10:30 horas (compuesta de plátano, yogurt y mezcla de minerales y vitaminas, principalmente) y una toma de alimento sólido a las 13:30 horas (compuesta de frutas, vegetales, frutos secos y jamón principalmente) (para más detalles sobre la alimentación ver: Morcillo, 2008). Para facilitar las observaciones, la comida se dispone en unos comederos de metacrilato con un único agujero que no permite el acceso simultáneo a la comida a más de dos animales a la vez; las cajas transparentes permiten la visión y el registro adecuado de la alimentación. Las sesiones de alimentación tienen una duración estandarizada durante la que la comida está disponible (30 minutos para las sesiones de papilla y 90 minutos para la sesión de comida), una vez consumido el tiempo se retiran los comederos. El tiempo de las sesiones de alimentación ha sido estimado previamente para asegurar el consumo de toda la comida (Morcillo, 2008).

Rutinariamente todos los individuos de la colonia son pesados al menos tres días a la semana mediante un método no invasivo descrito anteriormente (Sánchez y cols., 1999 y 2005). En el caso de las crías, ya que durante las primeras 4-5 semanas postparto son transportadas de forma continua, su peso es estimado mediante la diferencia de peso de los individuos cuando las transportan y cuando no (Morcillo, 2008). Este método evita la manipulación de las crías y permite habitualmente al menos dos pesos de éstas por semana. A partir de las semanas 4-5, en las que comienza la independencia

locomotora, las crías ya pueden ser pesadas como el resto de individuos. En los casos de nacimiento de gemelos, durante la primera semana de vida, una de las crías es marcada con ácido pícrico que produce una tinción amarilla fácilmente identificable. Este método ha sido utilizado en estas especies y no comporta riesgos para los individuos ni varía su comportamiento (Sousa y cols., 2005).

Mientras se llevó a cabo el presente estudio se recogió rutinariamente la orina de los individuos progenitores de los grupos. Las sesiones de recogida de muestras de orina se realizaban cinco días en semana a primera hora de la mañana despertando a los animales para esta rutina (Torii, Moro, Abbott y Nigi, 1998; Ziegler, Wenger y Snowdon, 1996). Durante las semanas previas a los nacimientos los animales eran habituados a despertarse con la llegada del investigador y entrenados en la rutina de la recogida de orina. De cada individuo se obtuvieron entre 3 y 5 muestras semanales de orina. Las muestras de orina fueron procesadas y valoradas en el Laboratorio de Endocrinología de la Facultad de Veterinaria de la Universidad Complutense de Madrid, mediante técnicas de enzimoimmuno-ensayo (EIA) (para más información sobre los protocolos ver Anexo I).

2.2 Sujetos

El estudio se llevo a cabo entre julio de 2005 y junio de 2008, tiempo en el que se observaron 5 nacimientos en 5 grupos de tití de cabeza blanca (TCB, *Saguinus oedipus*). En todos los casos nacieron gemelos, pero en tres de ellos una de las crías murió en la primera semana de vida, sobreviviendo 5 hembras y 2 machos. Para la categorización de la edad de los sujetos presentes en los grupos durante la crianza se consideró adultos a los animales mayores de 21 meses, subadultos mayores de 14 meses, juveniles después de los 6 y crías entre 0-6 meses (Cleveland y Snowdon, 1984). Las características de la muestra estudiada pueden verse en la **Tabla 2.1**.

Tabla 2.1. Tamaño y composición de los grupos de estudio.

Grupo	Tamaño camada	Tamaño de grupo ^a	Adultos ^b		Subadultos		Juveniles	
			♀	♂	♀	♂	♀	♂
A	♀	2	1	1	--	--	--	--
B	♀	2	1	1	--	--	--	--
C	♀	3	1	1	--	--	1	--
D	♀ y ♂	5	1	1	1	2	1	--
E	♀ y ♂	5	1	2	1	1	1	1

^a Incluye todos los individuos adultos y subadultos

^b Incluye los progenitores

En cada madre se determinó el momento de la concepción postparto mediante el análisis de las concentraciones de los conjugados de estrona (E1-glu) excretados en orina (Ziegler y cols., 1987b; Ziegler, Wittwer y Snowdon, 1993). La concepción

postparto se determinó cuando se observó en los valores de E1-Glu un aumento (>2 Sdt, Jeffcoate, 1983, cit. Heistermann y Hodges., 1995) sostenido (>5 días) respecto a los 2-3 días precedentes (Ziegler, Hodges, Winkler y Heistermann, 2000). Además, la semana de concepción se confirmó siempre que fue posible mediante el descuento de 184 días del parto subsiguiente, esto fue así en los nacimientos en los grupos B, D y E. A continuación las **Figuras 2.1 – 2.5** muestran los niveles de conjugados de estrona de las madres en cada uno de los grupos de estudio, las flechas señalan el momento de la concepción portparto y las posibles ovulaciones no conceptivas previas. Como se puede observar, mientras que tres de las hembras, C, D y E, concibieron durante el primer mes postparto, (período de máxima dependencia de las crías), dos hembras, A y B, concibieron en fases más tardías (mes 2º y mes 4º, respectivamente).

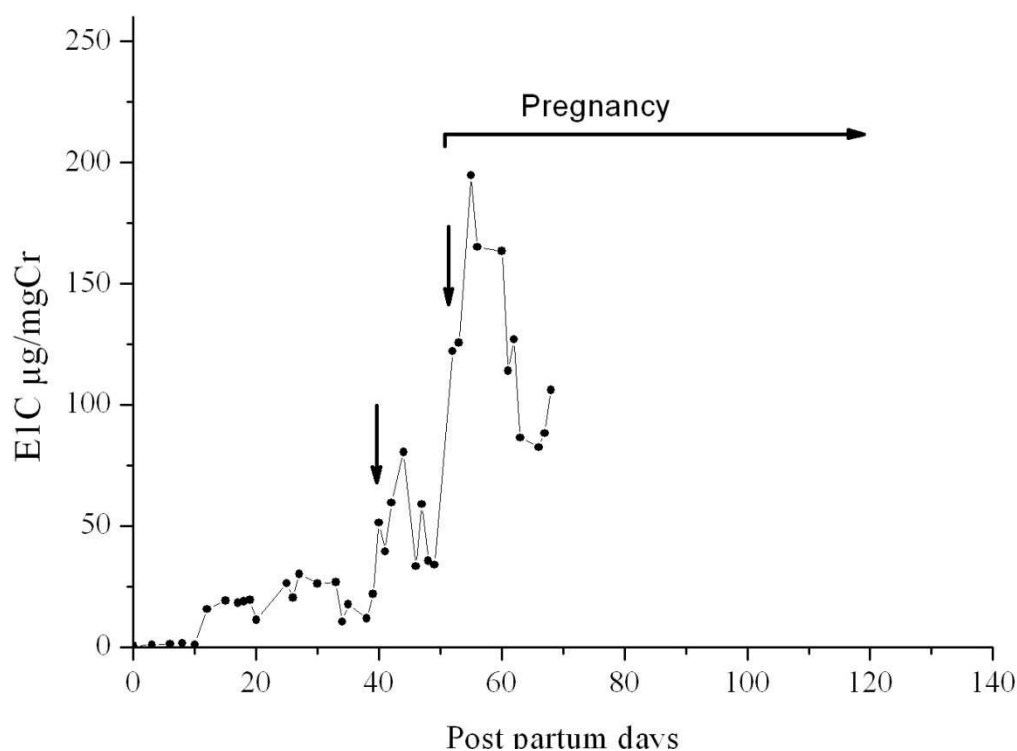


Figura 2.1. Niveles de conjugados de estrona de la hembra A

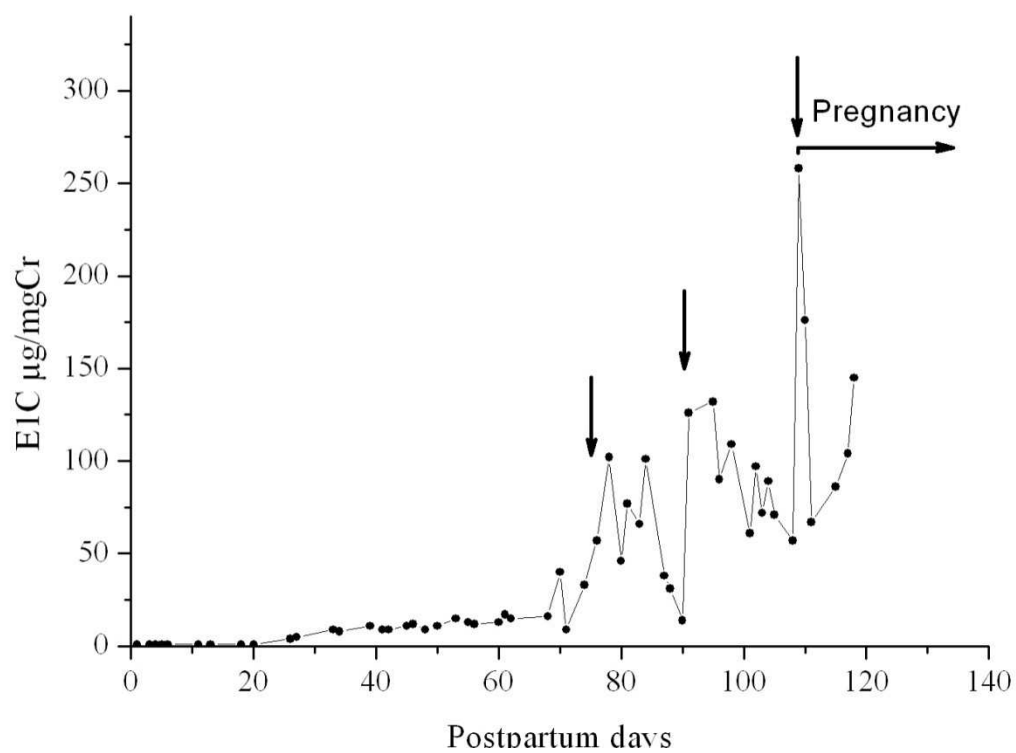


Figura 2.2. Niveles de conjugados de estrona de la hembra B.

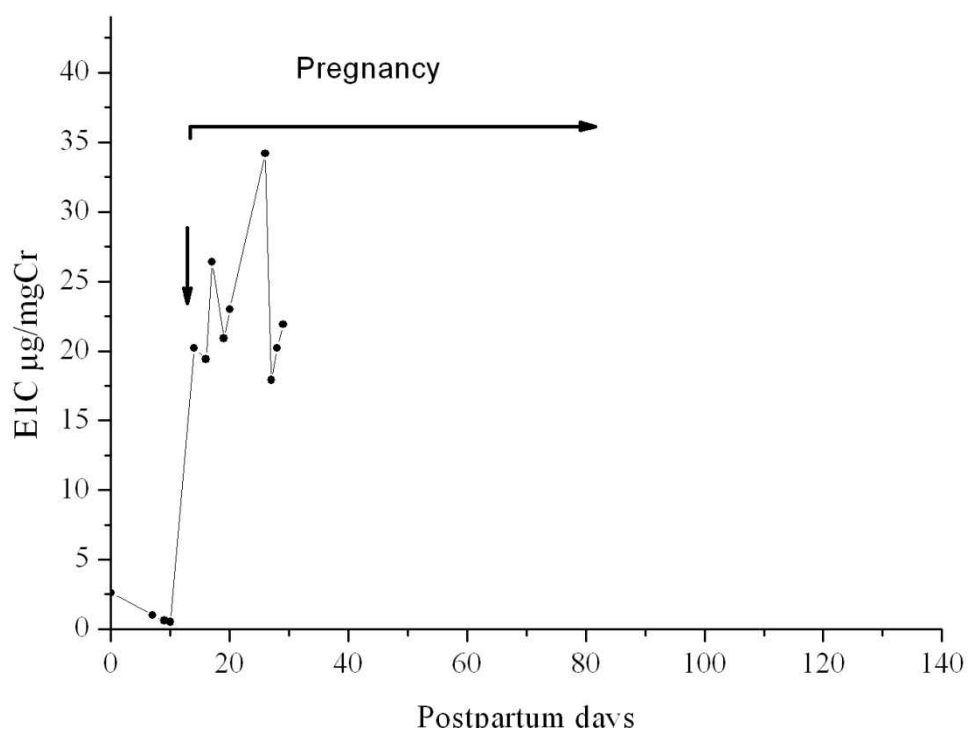


Figura 2.3. Niveles de conjugados de estrona de la hembra C

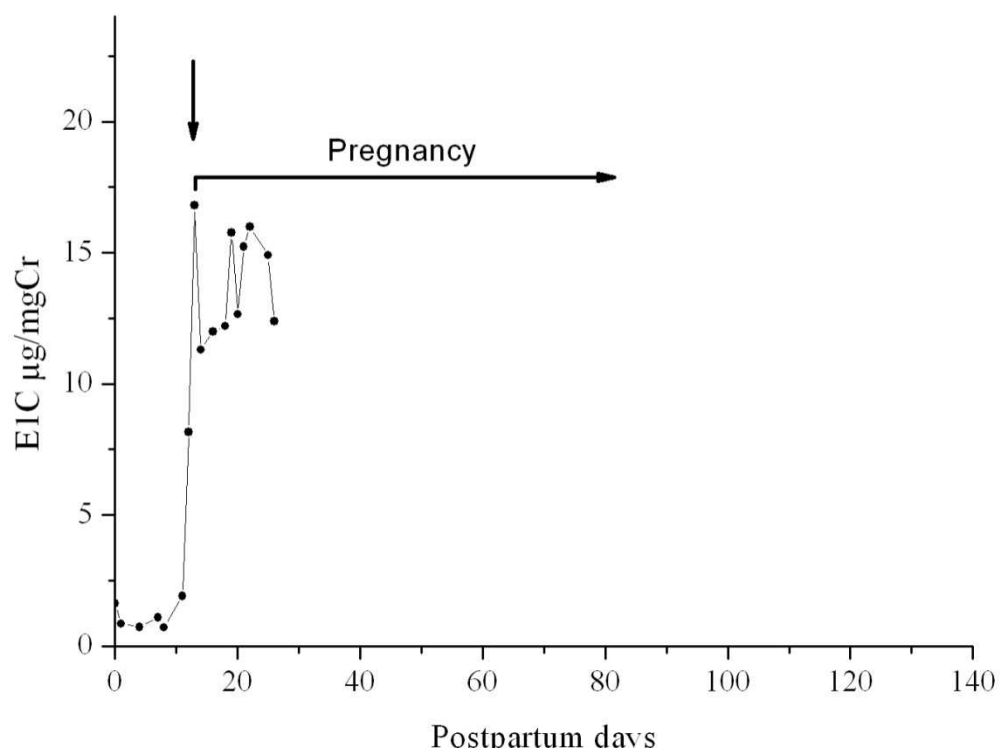


Figura 2.4. Niveles de conjugados de estrona de la hembra D

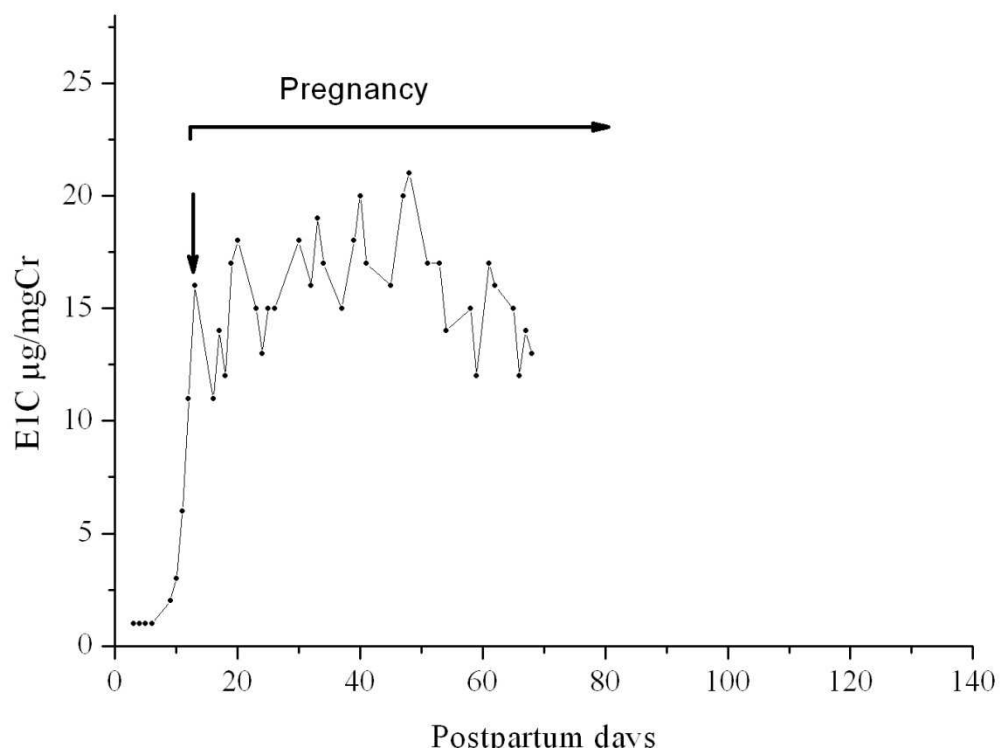


Figura 2.5. Niveles de conjugados de estrona de la hembra E

El conflicto materno-filial puede verse influido por distintas variables como la concepción postparto, la condición física de la madre o su edad y paridad. La **Tabla 2.2** muestra para cada una de las madres estudiadas estas características. Como puede observarse así mismo en la tabla, las hembras que conciben tardíamente (A y B) son primíparas y están alojadas sólo con su pareja; las hembras que conciben temprano (C, D y E) presentan paridad previa, y además presentan algún cooperante extra además del padre.

Tabla 2.2. Características de las madres en nuestro estudio.

Grupo	Tamaño camada	Tamaño de grupo	Edad (años)	Masa corporal ^a (g)		Paridad ^b	Mes concepción ^c (día)	Parto posterior ^d
A	♀	2	4,8	484	±6	0	2 (52)	Aborto (177)
B	♀	2	2,6	466	±9	0	1 (110)	2
C	♀	3	3,5	467	±9	1	1 (13)	Aborto (165)
D	♀ y ♂	5	8	460	±9	3	1 (14)	2
E	♀ y ♂	5	8,5	447	±16	4	1 (13)	2

^a Media y desviación típica de la masa corporal de las madres durante los cuatro meses primeros de estudio (se ha eliminado el peso del mes 5º en el que algunas madres están ya en avanzado estado de gestación).

^b La paridad viene expresada en número de partos previos con crías supervivientes.

^c Mes en el que la hembra reproductora concibió durante el estudio

^d El parto posterior señala el número de crías nacidas vivas y en caso de ocurrencia de aborto entre paréntesis el día postparto en el que se produjo, en todo caso fuera del período de estudio

2.3 Período de estudio

Concibiendo el proceso de destete como el período de mayor reducción del cuidado parental (Martin, 1984), en el tití de cabeza blanca comenzaría en el 2º mes y se produciría hasta el mes 5º (Cleveland y Snowdon, 1984). Durante este período las crías pasan de alimentarse exclusivamente a través de la lactancia y ser transportadas el 100% del tiempo durante el 1º mes de vida, a ser completamente independientes de la lactancia y del transporte y alimentarse en menor medida mediante transferencias de alimento en el 5º mes (menos de 35 % de la ingesta sólida, Roush y Snowdon, 2001). Así el transporte y la lactancia muestran su principal reducción desde el primer mes en el que son máximos, hasta el mes 4º. Por otro lado la compartición de alimento comienza a producirse en el 2º mes reduciéndose hasta el 5º. Como ya hemos señalado, durante este período esperamos encontrar distintos puntos de inflexión en los diferentes cuidados en la relación de las crías, con sus madres y con sus padres, que marcarán transiciones en la inversión. La **Figura 2.6** muestra el período de estudio y las distintas fases de conflicto esperadas por la literatura.

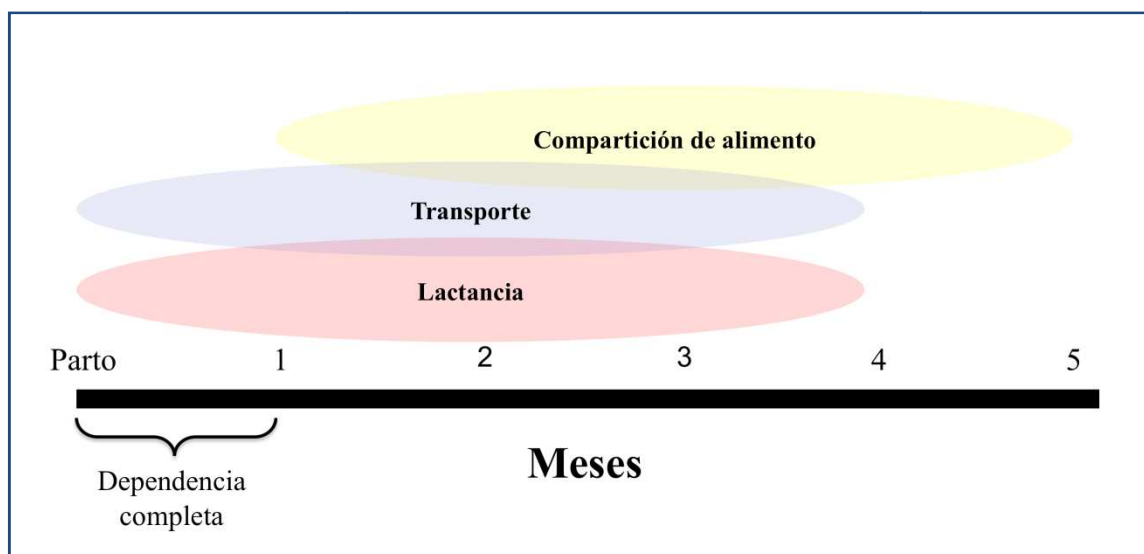


Figura 2.6. Período de estudio y fases del desarrollo teórico del conflicto

2.4 Sistema de muestreo y registro

El registro de datos conductuales se realizó durante 4 días por semana en tres sesiones distintas. Para el muestreo de la información relativa al cuidado parental y el conflicto, durante todo el período de estudio, se realizaron focales individuales de la cría de 20 minutos (Martin y Bateson, 1991) en **sesiones de no alimentación**, registrando de manera continua las categorías conductuales de transporte y lactancia. A partir del segundo mes (cuando comienza la ingesta sólida de las crías) en **sesiones de alimentación** (sólido) se registró de forma continua el comportamiento de la cría mediante 2 focales individuales de 15 minutos de las categorías conductuales de transporte, lactancia y compartición de alimento; dichos focales se distribuyeron equitativamente durante la primera hora de la sesión de alimentación. De esta forma pudimos obtener la información relativa al transporte y lactancia en contextos de alimentación, así como la información de la compartición de alimento. Por otro lado diariamente se realizaba un focal continuo (Martin y Bateson, 1991) de 30 minutos de la conducta alimentación y de la conducta transporte durante la primera **sesión de papilla**, registrando el tiempo de alimentación de madres y padres y el transporte de las crías de forma continua. El registro de la alimentación fue realizado mediante un hardware portátil de registro (Hand-held computer Psion Workabout Mx) utilizando el programa informático de registro observacional The Observer[®], versión 5.0 de Noldus (Noldus Information Technology, 2003). Todos los registros fueron realizados por el mismo observador.

2.5 Variables y medidas

El objetivo de este trabajo es el estudio del proceso de independencia en el tití de cabeza blanca y del conflicto conductual que aparece entre las crías y sus progenitores debido a la divergencia de intereses durante este período. Hemos definido tres recursos (transporte, lactancia y compartimento de alimento) que las crías reciben de sus progenitores en relación a los que esperamos que se produzca un conflicto conductual. Vamos a medir el **cuidado biparental** de los progenitores a través del tiempo de *lactancia* (madre), del tiempo de *transporte* y a través del nº de *comparticiones de alimento*. El conflicto en relación a la cantidad de inversión en un recurso vendrá dado por la discrepancia entre el cooperante y la cría en cuanto a la cantidad de recurso en intercambio. En palabras de Trivers (1974) existirá un conflicto cuando la cría demande mayor cantidad de inversión de la que el progenitor está seleccionado para dar. Así vamos a operativizar el **conflicto** mediante las *demandas* que la cría realiza y los *rechazos* que recibe de sus progenitores. Así hemos considerado la ocurrencia de un conflicto cuando asociado a la disminución de un cuidado observemos un aumento de los rechazos del progenitor y de las demandas de la cría. Además el conflicto se produciría también por el interés de la cría en alargar el período de dependencia más allá del interés de los progenitores. Hinde y Spencer-Booth (1967) desarrollaron una serie de índices descriptivos de la relación de la relación madre cría:

1) El *índice de rechazo* o frecuencia relativa de rechazos (lactancia, transporte y compartición de alimento) proporciona información sobre la disposición del cuidador a responder a las demandas de cuidado de su cría. Se calcula mediante el número de

demandas rechazadas relativo al número total de veces que la cría obtiene el recurso más el número de demandas rechazadas. Este índice tiene valores entre cero y 100, los valores bajos indican una alta respuesta del cuidador a las demandas de la cría y suele darse en momentos tempranos del desarrollo. Los valores altos indican una baja respuesta y aparecen en las etapas finales del desarrollo.

2) *El índice de Hinde de responsabilidad* del transporte permite dar cuenta de quién es el principal responsable en el mantenimiento de esta actividad. Dicho índice se calcula como el porcentaje de inicios de transporte realizados por la cría, relativo al total de veces que el transporte es iniciado (por la madre o por la cría), menos la proporción de finales de transporte realizados por la cría, relativo al total de veces que el transporte es finalizado (por el cuidador o por la cría). Teniendo valores entre ± 100 , los valores negativos señalarían que el cuidador inicia un porcentaje mayor de episodios de transporte que los que finaliza, siendo por tanto el principal responsable en el mantenimiento del transporte. Los valores positivos, de modo análogo, indicarían que la cría es la principal responsable. Por otro lado los valores cercanos a cero no permitirían identificar un responsable principal en el mantenimiento del transporte.

Además de estudiar el conflicto en términos conductuales se pretende realizar una aproximación a la inversión parental a través del **costo** a corto plazo que la presencia de crías puede suponer para los padres. Como medida de los costos en la condición física se utilizarán el *porcentaje de variación en la masa corporal* relativa a la masa corporal preparto. En el caso de los madres se tomará como masa corporal pre-

parto la masa corporal del día del parto, en el caso de los padres se utilizará la masa corporal media del mes anterior al parto. Además vamos a medir los costos sobre la alimentación de los progenitores mediante el *tiempo de alimentación*.

En la **Tabla 2.3** aparecen resumidas las variables y medidas empleadas así como las definiciones de las conductas relativas a cada variable.

Tabla 2.3. Resumen de las variables y medidas del estudio y definición de las conductas empleadas.

Variables	Medidas	Conductas
Lactancia	<ul style="list-style-type: none"> • Tiempo • Frecuencia de rechazos • Frecuencia de demandas • Índice de rechazo 	<ul style="list-style-type: none"> • Lactancia: La cría está situada en el pezón de la madre o es transportada en posición ventro-ventral por la madre (Cleveland y Snowdon, 1984). • Rechazo de lactancia: La madre rechaza a la cría mordiénola o empujándola mientras la cría se encuentra en posición de lactancia (Ximenes y Sousa, 1996). • Demanda de lactancia: La cría accede o intenta acceder al pezón (Ximenes y Sousa, 1996).
Transporte	<ul style="list-style-type: none"> • Tiempo • Frecuencia de rechazos • Frecuencia demandas • Índice de rechazo • Índice de Hinde 	<ul style="list-style-type: none"> • Transporte: La cría se encuentra sobre la espalda o el lateral de otro miembro del grupo sin tener más de una extremidad en el sustrato (Cleveland y Snowdon, 1984). • Rechazo de transporte: El individuo que transporta intenta desprenderse de la cría mordiénola, empujándola o rozándola con alguna superficie o evita que la cría se suba en él (Price, 1991b). • Demanda de transporte: La cría intenta trepar en el cooperante, puede conseguirlo o no (Locke, Haydon y Chalmers, 1983). • Cría finaliza transporte: La cría se transfiere del progenitor que la transporta a otro individuo o al sustrato sin que medie ninguna acción del cooperante (Price, 1991b). • Progenitor inicia transporte: Uno de los progenitores intenta coger a la cría, normalmente por la cabeza, con sus manos y la atrae hacia él (Price, 1991b).
Compartición de alimento	<ul style="list-style-type: none"> • N° de ítems • Frecuencia de rechazos • Frecuencia de demandas • Índice de rechazo 	<ul style="list-style-type: none"> • Transferencia de alimento: El progenitor transfiere voluntariamente la comida a la cría en respuesta a una demanda de ésta (Feistner y Price, 1990). • Rechazo de demanda de alimento: El progenitor, poseyendo un ítem de alimento se aleja o amenaza a la cría que le ha solicitado, y la comida no se transfiere (Feistner y Price, 1990). • Demanda de alimento: La cría se acerca, habitualmente acompañado de una vocalización característica, intentando tocar o coger el ítem de comida que tiene un progenitor (Price y Feistner y Price, 1990).
Condición física	<ul style="list-style-type: none"> • % de cambio en la masa corporal 	
Alimentación	<ul style="list-style-type: none"> • Tiempo comiendo 	<ul style="list-style-type: none"> • Ingestión de papilla: El individuo tiene la cabeza introducida dentro del comedero en contacto con la papilla e ingiriéndola.

2.6 Análisis de datos

Dadas las características de nuestra muestra las pruebas estadísticas utilizadas han sido no paramétricos (Zar, 1984; Pardo y San Martín, 1994; Lubin y cols., 2005). Todos los contrastes realizados fueron bilaterales, tomándose como significativo un valor de $p < 0,05$. Se utilizó el paquete estadístico SPSS para el análisis de los datos. En las figuras, se representan los valores medios y el error estándar ($\text{Media} \pm \text{ES}$), las diferencias significativas ($p < 0,05$) se han marcado con letras. En el caso de los nacimientos de gemelos se utilizaron datos medios por camada del cuidado recibido por las crías de la madre y el padre para todas las categorías conductuales ($n=5$). A continuación se detallan las pruebas estadísticas utilizadas en cada una de las comparaciones.

Para las comparaciones de medidas repetidas entre los meses del estudio (cuidado parental, medidas del conflicto y costos del cuidado parental) se utilizó el ANOVA no paramétrico de Friedman para muestras dependientes. Cuando se encontraron diferencias significativas se empleó el test de Tukey (no paramétrico) para comparaciones múltiples con un nivel de significación de $p < 0,05$. La H_0 fue rechazada si $q_T > q_{0.05, \infty, k}$, donde $q_{0.05, \infty, 3} = 3,31$ si $k = 3$ y $q_{0.05, \infty, 4} = 3,63$ si $k = 4$ y $q_{0.05, \infty, 5} = 3,86$ si $k = 5$ (Zar, 1984). Para analizar la relación entre el tiempo de transporte y las concentraciones de testosterona se utilizaron medias semanales de todas las hembras durante los 4 primeros meses ($n=16$) postparto, en este caso se utilizó la correlación producto momento de Pearson.

Se ha empleado el test de Wilcoxon para comparar muestras dependientes, ha sido así en el análisis del tiempo de alimentación cuando los individuos transportan y cuando no lo hacen y en las comparaciones del conflicto materno-filial y paterno-filial

en sesiones alimentación y no alimentación. Se utilizó la correlación de rangos de Spearman para el análisis de la relación entre el tiempo de transporte y la alimentación.

Finalmente, dado el pequeño tamaño muestral, se ha realizado un análisis descriptivo bisemanal, del transporte y las interacciones del transporte y de las concentraciones de testosterona, de las madres en función del momento de la concepción postparto, segregando a las hembras en dos grupos, de concepción temprana ($n=3$) y de concepción tardía ($n=2$) (ver apartado 2.2).



Cría de tití de cabeza blanca de 5 semanas, comienzo de la independencia del transporte

RESULTADOS

3. Resultados

Conflicto materno-filial

Lactancia

Al comparar el tiempo que las crías pasan mamando encontramos diferencias entre los cuatro primeros meses postparto (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,022$), las crías pasan más tiempo lactando en el mes 1 que en el mes 3 ($q_T=4,0$; $p<0,05$) y que en el mes 4, aunque en este caso las diferencias no son significativas ($q_T=3,3$; $p<0,1$). La **Figura 3.1** muestra el porcentaje de tiempo que las crías pasan mamando en los 4 primeros meses. También hemos encontrado diferencias en los rechazos que las crías reciben de sus madres mientras están mamando (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,01$), reciben más rechazos de lactancia en el mes 4 que en el primer mes ($q_T=3,6$; $p<0,05$). Al comparar las demandas de lactancia que las crías realizan a sus madres encontramos diferencias entre los meses de forma próxima a la significación (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,06$). La **Figura 3.2** muestra la frecuencia de rechazos y demandas de lactancia de las crías durante los cuatro primeros meses postparto. Finalmente encontramos diferencias entre los meses en el índice de rechazo de lactancia (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p<0,05$). La **Figura 3.3** muestra que las madres presentan un mayor índice de rechazo de lactancia de las crías en el mes 4 que en el primer mes, aunque las diferencias no llegaron a ser significativas ($q_T=3,3$; $p<0,1$).

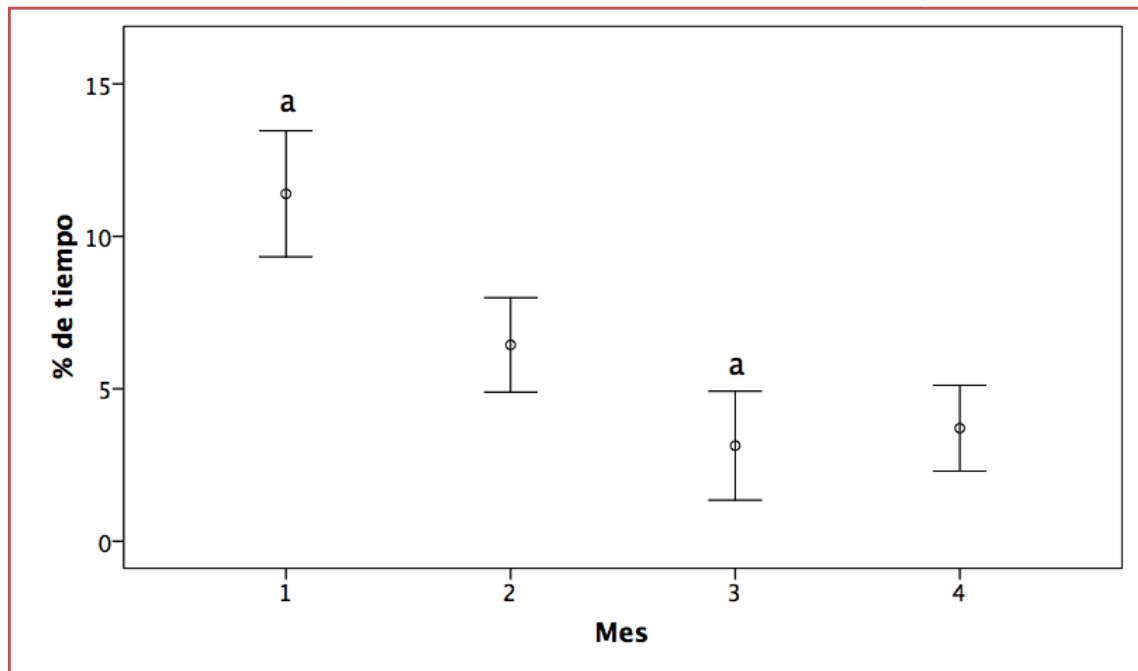


Figura 3.1. Porcentaje de tiempo que las crías pasan mamando.

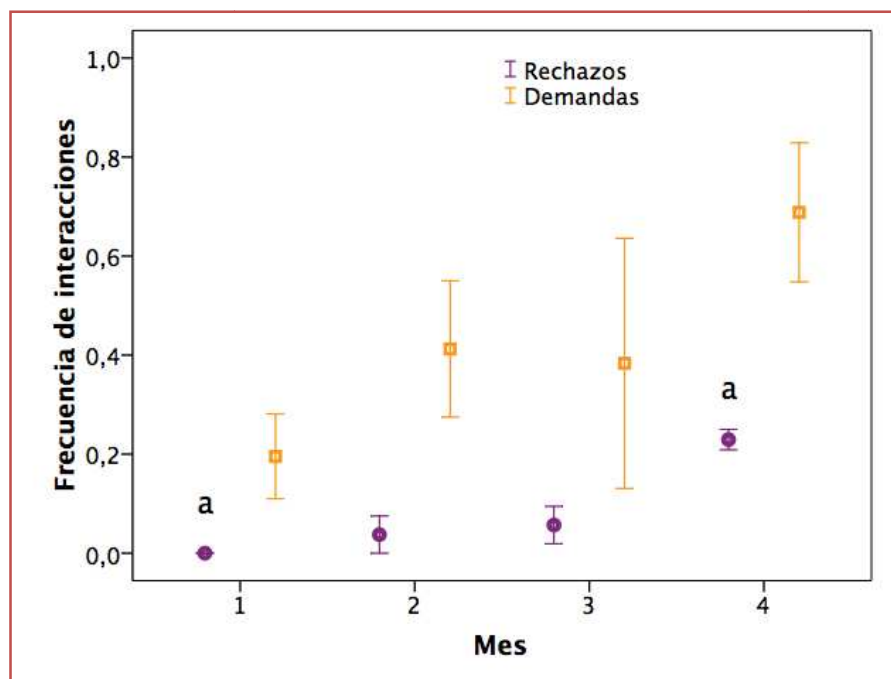


Figura 3.2. Rechazos y demandas de lactancia por hora de observación

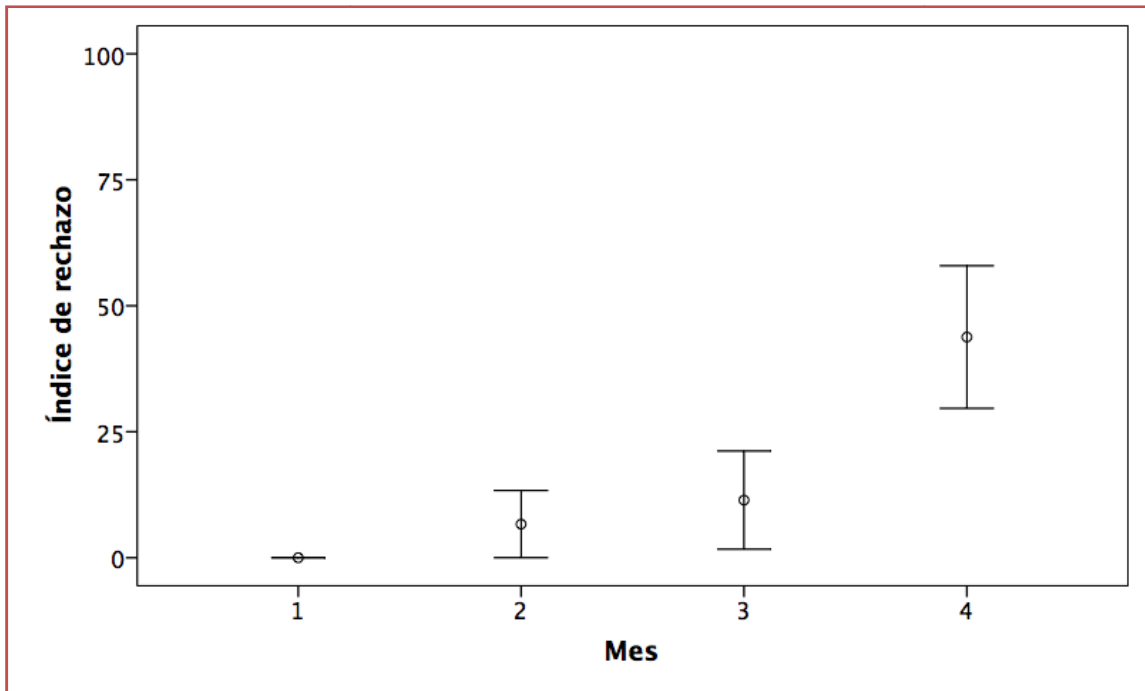


Figura 3.3. Índice de rechazo de lactancia

Transporte

Al comparar el tiempo que las crías son transportadas por las madres encontramos diferencias entre los primeros 4 meses postparto (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,004$), las madres transportan en el 1^{er} mes postparto más que en el mes 4^o ($q_T=4,5$; $p<0,01$), y en el mes 1 más que en el mes 3, y en el mes 2 más que en el mes 4 aunque en estos dos últimos casos las diferencias no alcanzan la significación ($q_T=3,5$; $p<0,1$, en ambos casos). La **Figura 3.4** muestra el tiempo que la cría es transportada por las madres. También encontramos diferencias en los rechazos que las crías reciben de sus madres (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,022$), sin embargo el análisis *post-hoc* de los resultados no muestra diferencias entre las situaciones concretas. En la **Figura 3.5** podemos observar que la media de los rechazos es mayor en los meses 2 y 3, presentando los datos una gran dispersión en el 2^o mes. Las crías muestran diferencias en las demandas de transporte que realizan a sus madres (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$;

$p=0,004$), las crías demandan más transporte a sus madres en el mes 2 que en el mes 1 ($q_T=4,2$; $p<0,05$) (**Figura 3.5**). Al comparar el índice de rechazo encontramos diferencias entre los meses de forma próxima a la significación (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,05$) (**Figura 3.6**). Finalmente al comparar el índice de responsabilidad del transporte encontramos diferencias entre los meses (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,048$), aunque el análisis pos-hoc de los resultados no revela diferencias concretas entre los meses, en la **Figura 3.7** puede observarse a partir del tercer mes la responsabilidad del transporte pasa a ser de la cría.

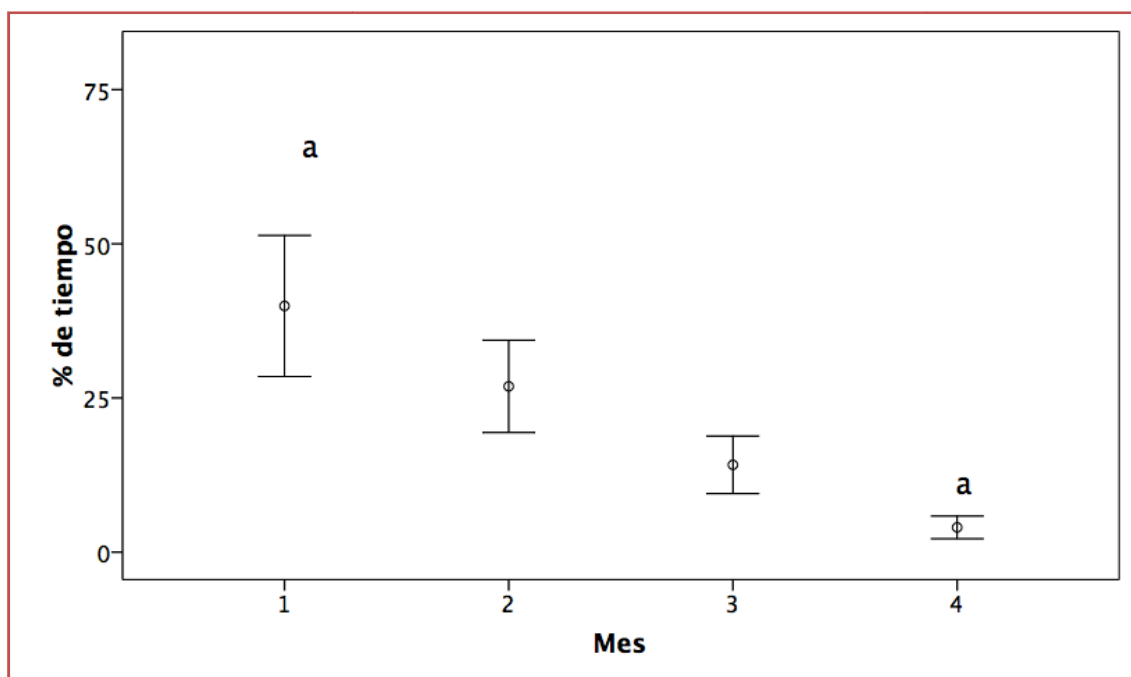


Figura 3.4. Porcentaje de tiempo que las crías son transportadas por las madres.

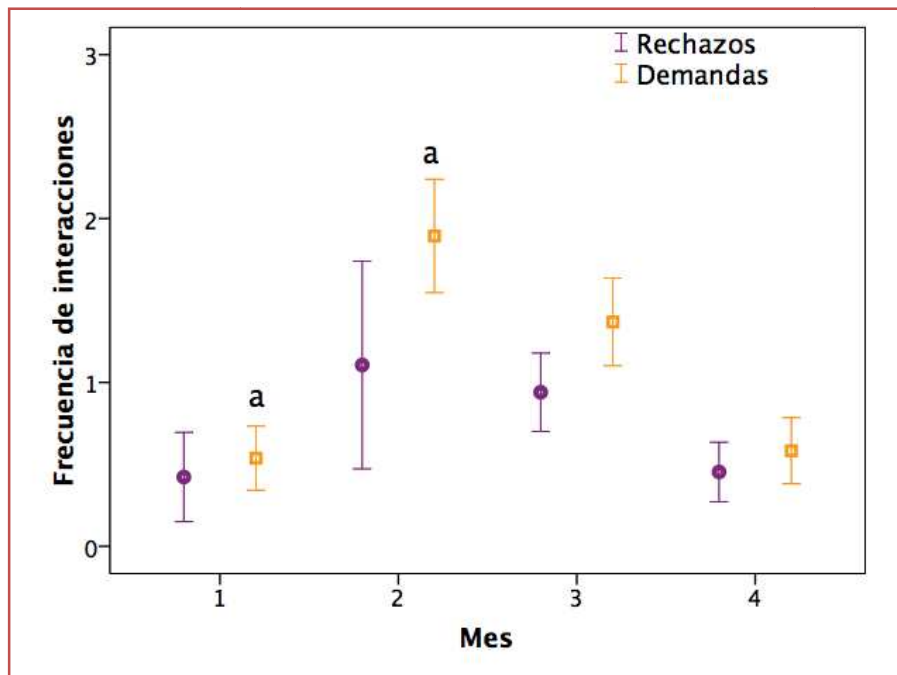


Figura 3.5. Rechazos de la madre y demandas de transporte de las crías por hora de observación

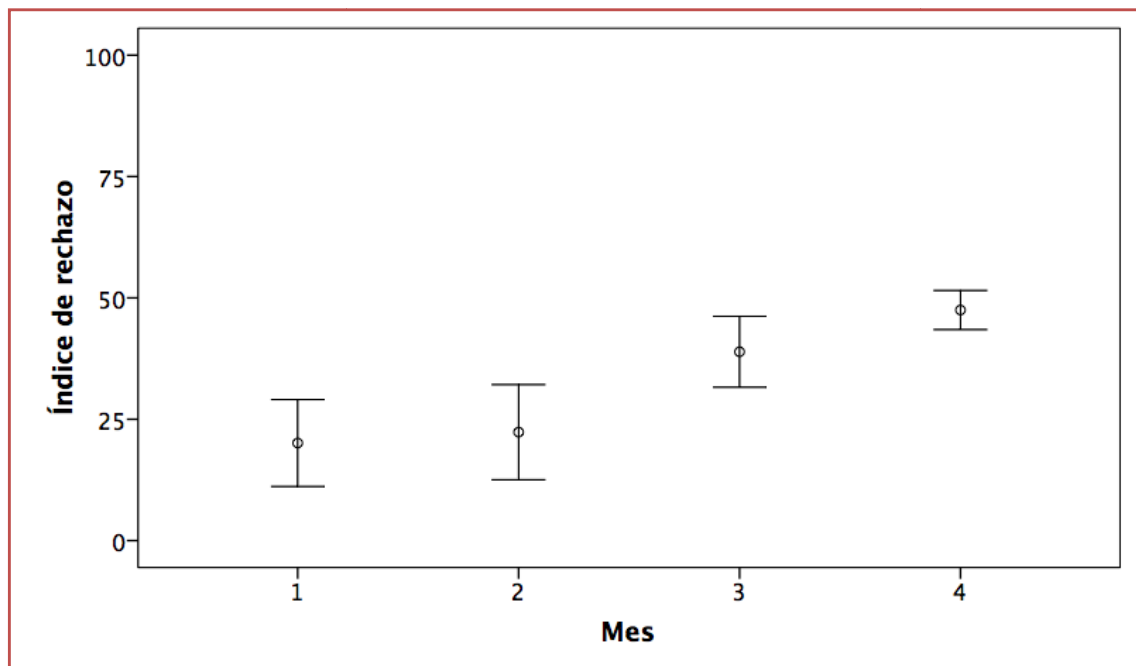


Figura 3.6. Índice de rechazo de transporte



Figura 3.7. Índice de Hinde de responsabilidad del transporte en las díadas madre-cría.

Ovulación postparto y conflicto materno-filial por el transporte

La ocurrencia de concepción postparto supone una transición en la inversión entre eventos reproductivos sucesivos y por tanto esperábamos diferencias en el conflicto en función del momento en que ocurriera. Tres de nuestras hembras (C, D y E) concibieron durante el primer mes, concretamente a finales de la segunda semana en el primer mes (días 13, 14 y 13, respectivamente); dos de las hembras (A y B) sin embargo concibieron después meses 2 y 4, respectivamente (semana 8 y 16, respectivamente).

La **Figura 3.8** muestra el tiempo que las madres de concepción temprana y las madres de concepción tardía transportan a sus crías. Puede observarse que ambos tipos de madres reducen su transporte (en la segunda quincena del primer mes); pero mientras que el transporte de las hembras de concepción temprana se mantiene a niveles bajos, el transporte de las hembras de concepción tardía vuelve a aumentar y no desciende hasta el tercer mes. En la **Figura 3.9** se ha representado los rechazos de transporte que reciben las crías de madres de concepción temprana y tardía respectivamente. Como puede observarse en la primera quincena del primer mes las hembras de concepción tardía disminuyen los rechazos a sus crías mientras que en la segunda quincena del segundo mes éstos pasan a ser máximos. En las hembras de concepción temprana los rechazos aumentan gradualmente hasta ser máximos en el tercer mes. Por otro lado en la **Figura 3.10** podemos ver las demandas de transporte que reciben de sus crías ambos tipos de madre. En este caso aunque las crías de madres de concepción tardía parecen solicitar más, especialmente al final del 2º mes, las diferencias son menos apreciables.

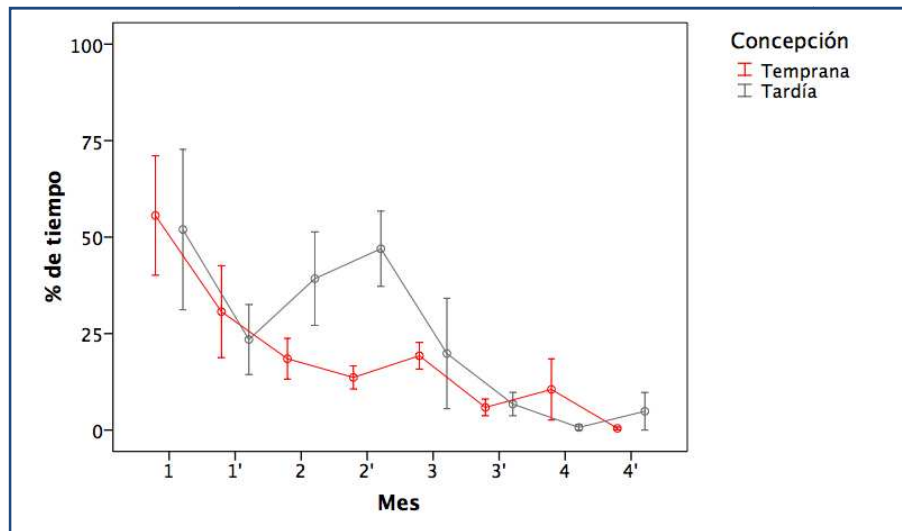


Figura 3.8. Porcentaje de tiempo que las crías son transportadas

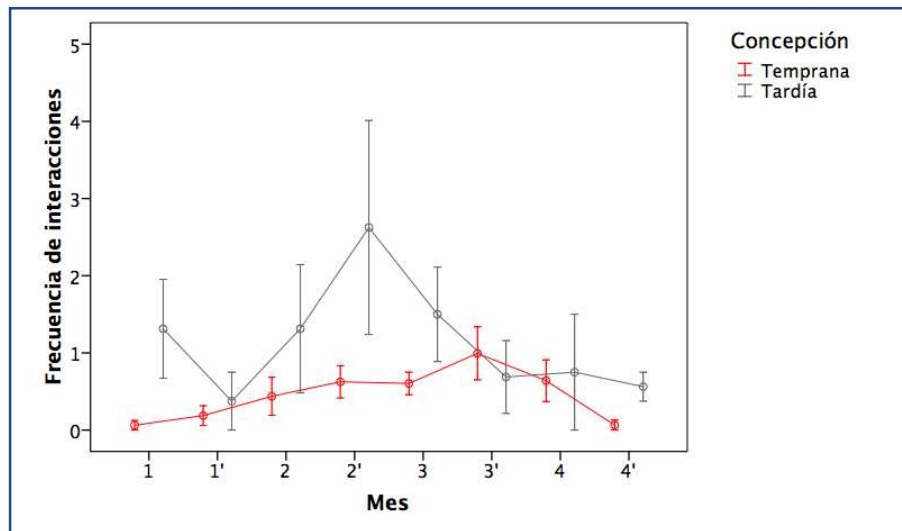


Figura 3.9. Rechazos que realizan las madres por hora de observación

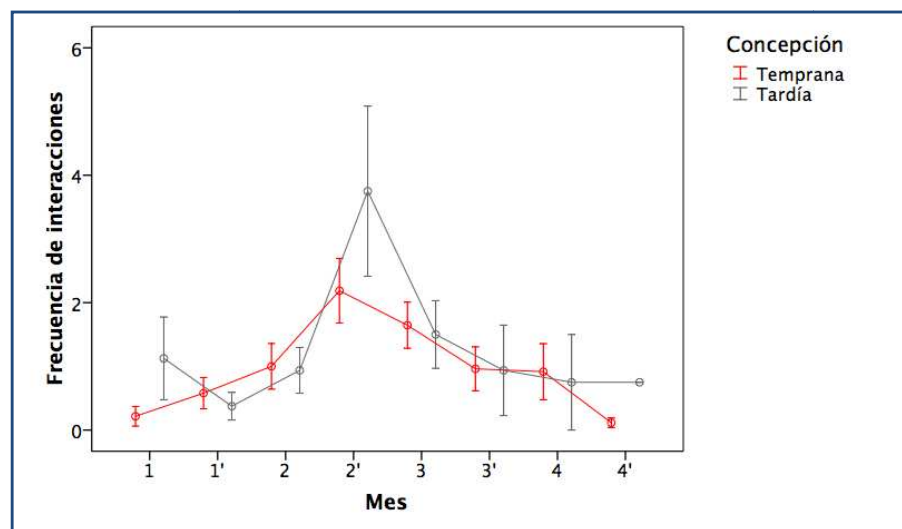


Figura 3.10. Demandas de transporte por hora de observación que reciben las madres

Las **Figuras 3.11 y 3.12** muestran los índices de rechazo y de responsabilidad del transporte en ambos tipos de hembra (en la primera quincena de las hembras de concepción temprana no hay valores del índice de Hinde debido a que no se observaron transferencias). En la **Figura 3.11** se puede observar que mientras que las hembras de concepción tardía reducen su índice de rechazo en la 2º quincena del primer mes, para luego aumentarlo durante el 2º mes y en adelante; en las hembras de concepción temprana el índice de rechazo parece aumentar gradualmente entre los meses, para disminuir sólo al final del cuarto mes, cuando ya casi no se produce transporte. Por otro lado y en relación a la responsabilidad en el transporte, las hembras de concepción tardía muestran una mayor responsabilidad en las tres primeras quincenas, especialmente al final del primer mes, que las de concepción temprana. Sin embargo sus crías comienzan a ser responsables de su propio transporte antes que en el caso de las crías de hembras de concepción temprana (**Figura 3.12**).

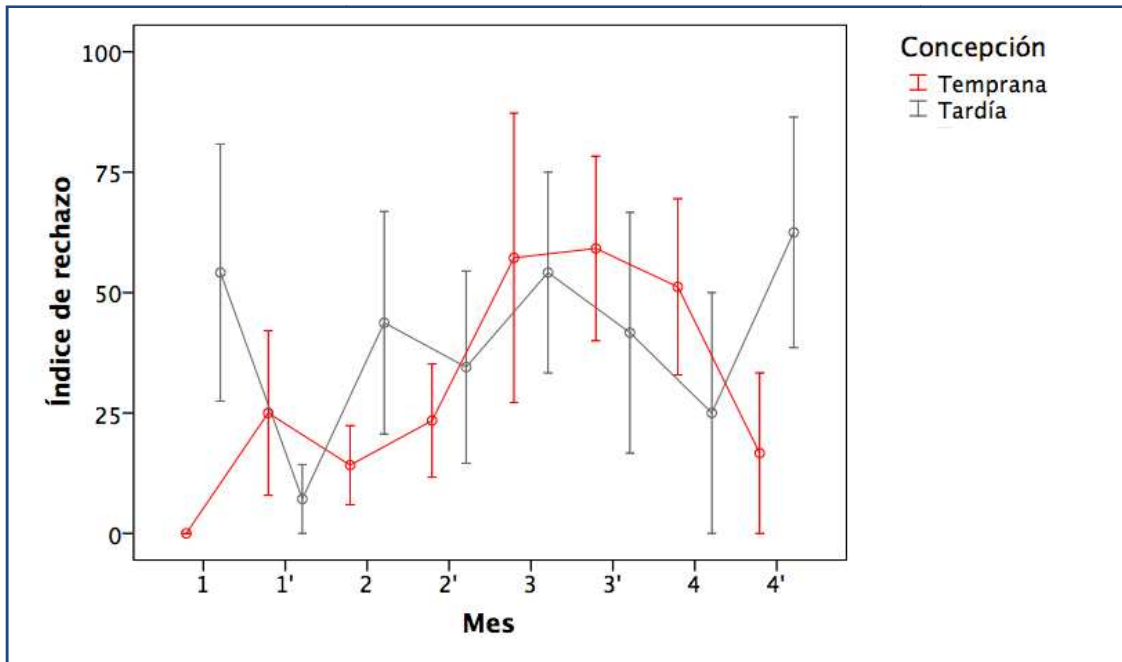


Figura 3.11. Índice de rechazos en las madres de concepción temprana y tardía

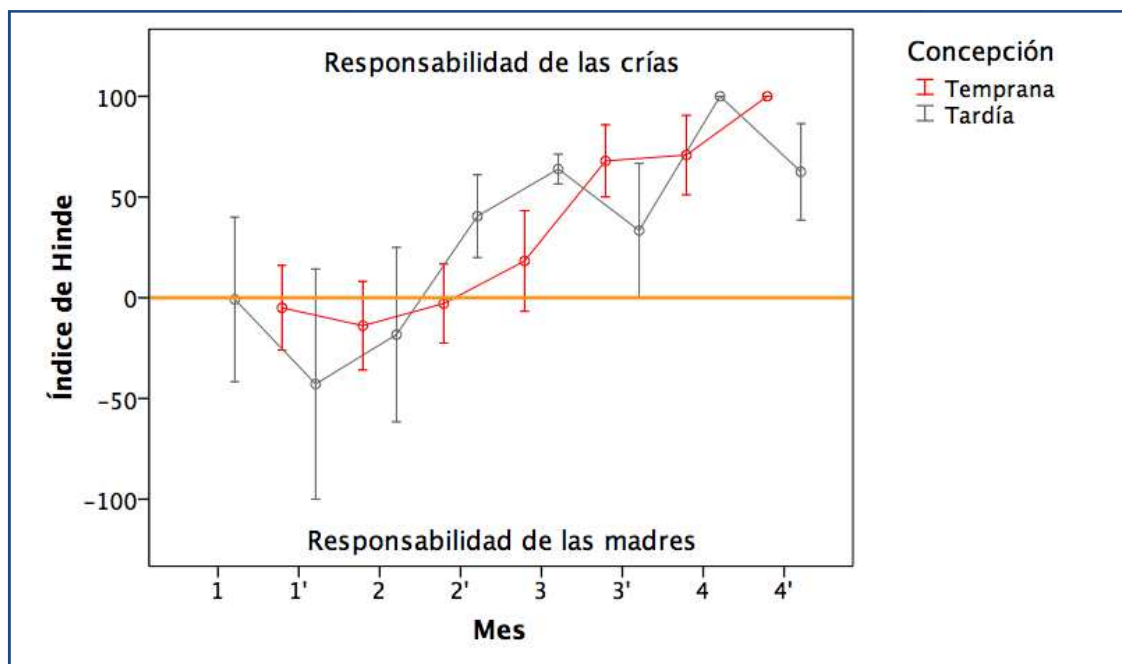


Figura 3.12. Índice de la responsabilidad del transporte en las madres de concepción temprana y tardía

Testosterona y transporte maternal

Se había planteado que los niveles de testosterona podrían estar marcando las transiciones en la inversión en el transporte que las madres realizan. Al comparar los niveles de testosterona de las madres entre los 4 primeros meses de estudio encontramos diferencias (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,026$), las madres presentan unos niveles de testosterona mayores en el mes 3º que en el 1º mes ($q_T=3,8$; $p<0,05$) y en el 4º mes que en el 1º, aunque en este caso no alcanzan el nivel de significación ($q_T=3,5$; $p<0,1$). La **Figura 3.13** muestra los niveles de testosterona de las madres en los cuatro primeros meses postparto. Al explorar la relación entre el esfuerzo de transporte y la testosterona encontramos una relación negativa entre el tiempo que las crías son transportadas por sus madres y las concentraciones de testosterona semanales durante los cuatro meses posteriores al nacimiento de las crías (Pearson, $n=16$; $r = - 0,75$; $p<0,01$).

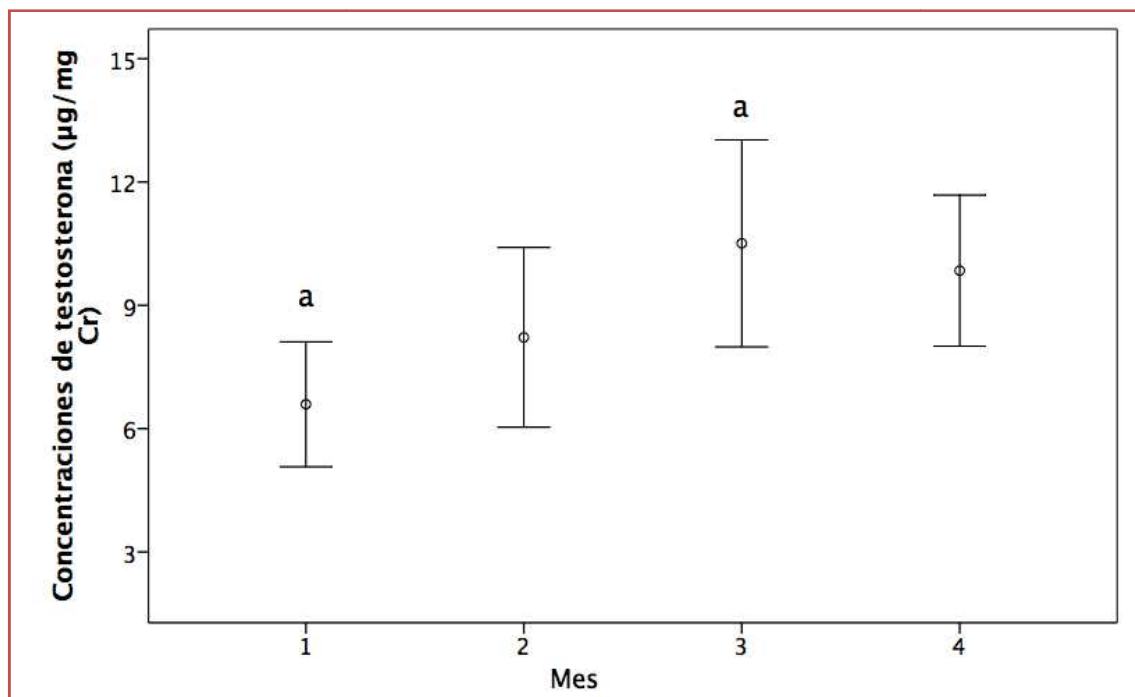


Figura 3.13. Concentraciones de testosterona de las madres

La **Figura 3.14** muestra las concentraciones testosterona de las hembras de concepción temprana y tardía. Éstas en el caso de las hembras de concepción temprana son algo mayores y aumentan ya desde la segunda quincena postparto. Las hembras de concepción tardía presentan concentraciones menores que no aumentan hasta la segunda quincena del segundo mes.

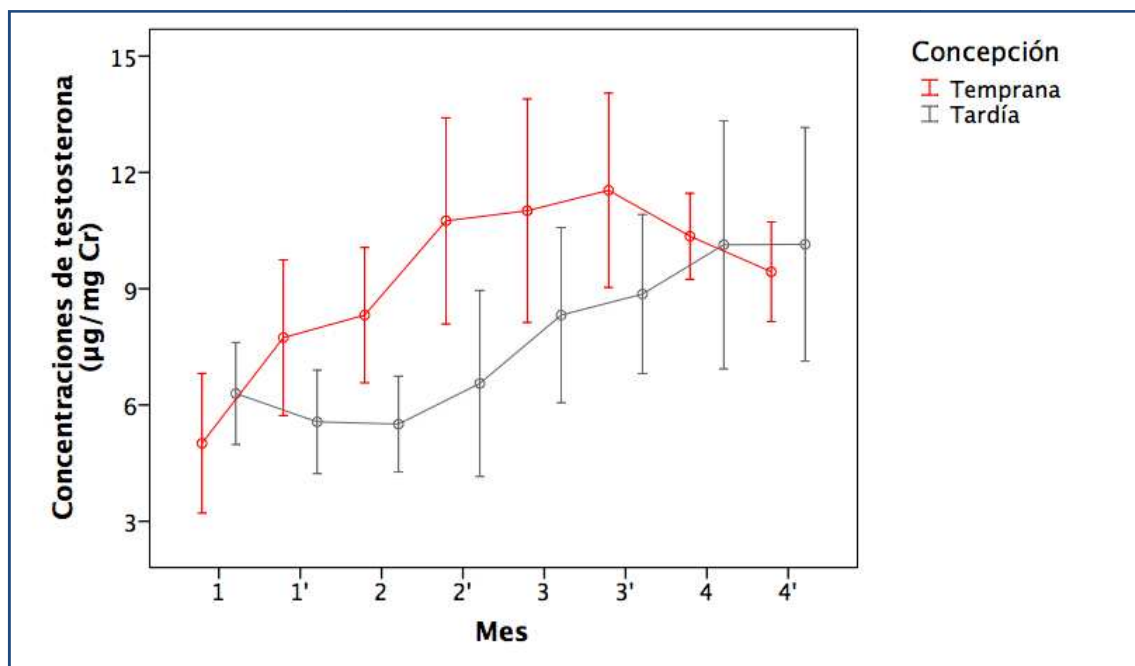


Figura 3.14. Concentraciones de testosterona de las hembras de concepción temprana y tardía

Compartición de alimento

Existen diferencias en el alimento que las madres comparten con las crías entre los meses 2-5 (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,033$), las madres comparten más alimento en el mes 2 que en el mes 5 ($q_T=3,8$; $p<0,05$). En la **Figura 3.15** se puede observar la frecuencia de alimento compartido por la madre por hora de observación. Al comparar los rechazos de compartición por parte de las madres encontramos diferencias entre los meses (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,008$), en el mes 2 las madres rechazan más demandas de alimento que en el mes 4 ($q_T=4,2$; $p<0,05$) y que en el mes 5 ($q_T=3,6$; $p=0,05$). Al comparar las demandas de ítem que las crías realizan a sus madres encontramos diferencias (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,041$), las crías solicitan menos alimento a sus madres en el mes 5 que en el mes 2 aunque que las diferencias no llegan a ser significativas ($q_T=3,5$; $p<0,1$). La **Figura 3.16** muestra la frecuencia de rechazos y demandas de alimento por hora de observación. Al comparar el índice de rechazo de la compartición de alimento no encontramos diferencias entre los meses (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,72$). La **Figura 3.17** muestra el índice de rechazo de la compartición de alimento en los meses de estudio.

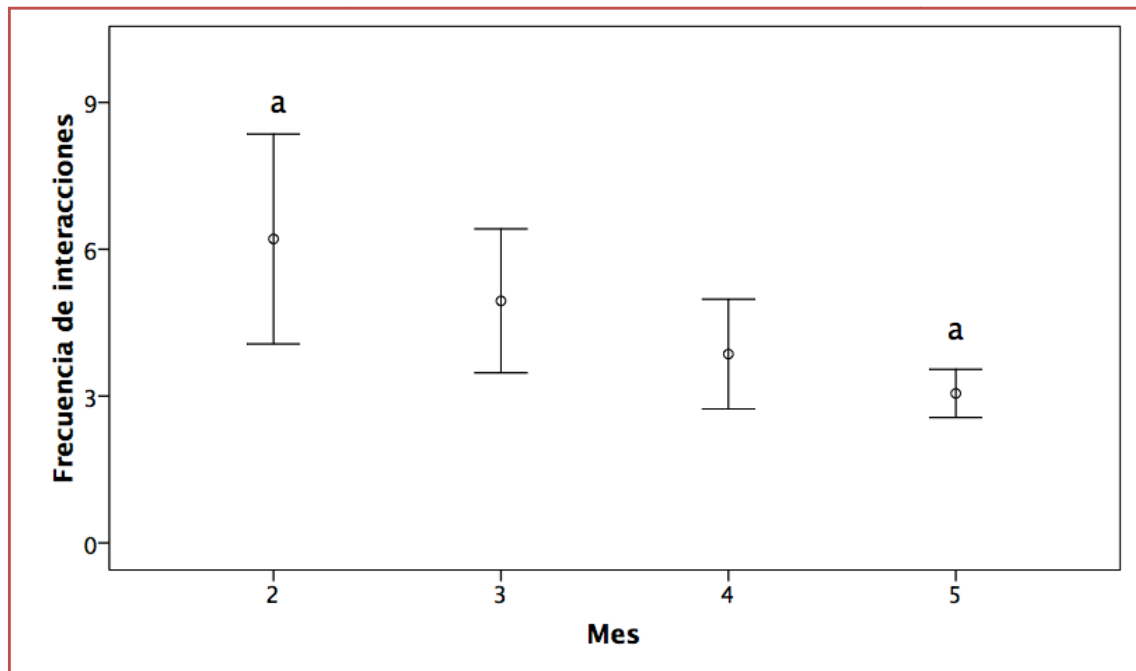


Figura 3.15. Número de ítems transferidos por hora por las madres a las crías

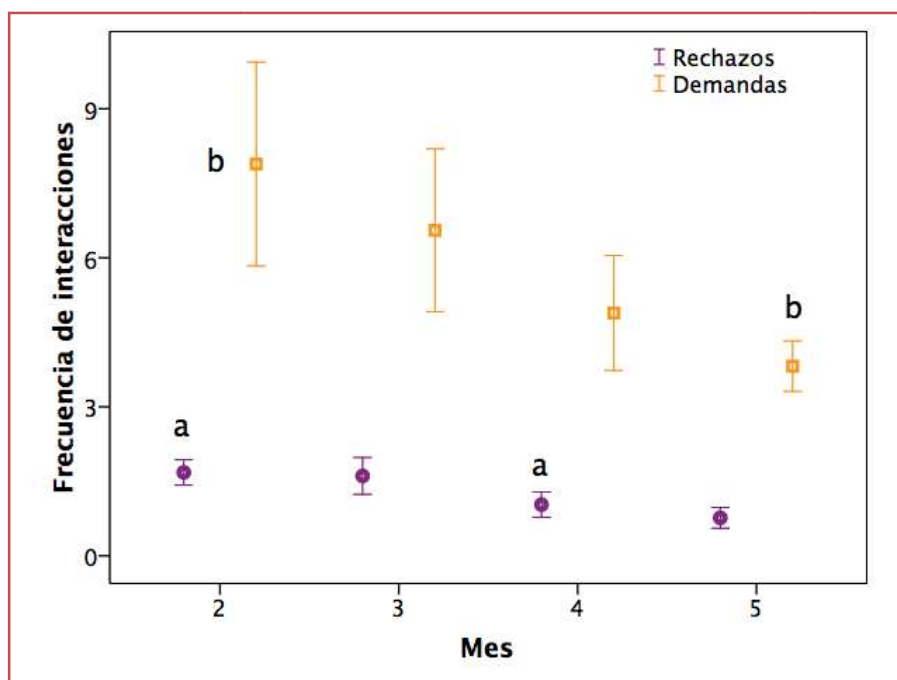


Figura 3.16. Rechazos de la madre y demandas de alimento de la cría por hora de observación.

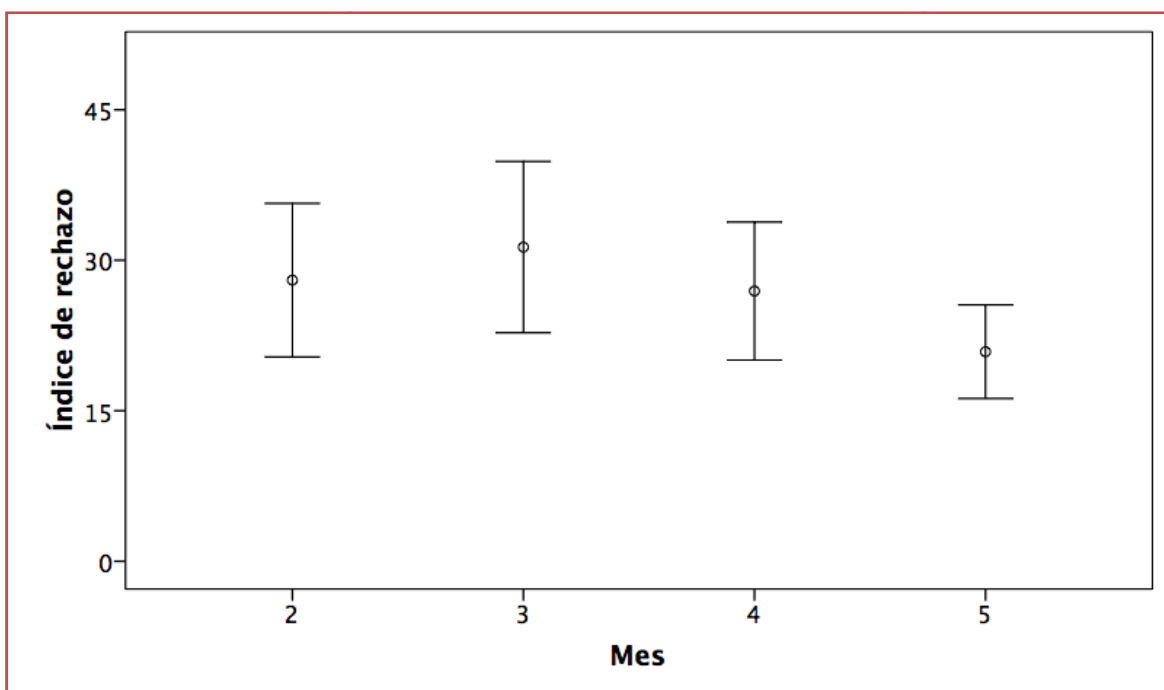


Figura 3.17. Índice de rechazo de la compartición de alimento

La **Tabla 3.1** presenta un resumen del análisis de las interacciones entre la madre y la cría en relación a los distintos recursos.

Tabla 3.1. Resumen del conflicto materno-filial. Las flechas señalan el sentido de los cambios mensuales.

Recurso	Cuidado Parental	Rechazos	Demandas	Índice rechazo	Índice Hinde	Conflicto
Lactancia	↓	↑	↑	↑		Si
Transporte	↓	↑	↑	↑	↑	Si
Compartición	↓	↓	↓	Ns		No

Costos del cuidado para las madres

Hemos aproximado el costo que el cuidado de la camada tiene para las madres a través de dos medidas inmediatas como son la masa corporal y la alimentación. Para la comparación de la masa corporal de las madres en el período postparto hemos descartado el mes 5° al encontrarse tres madres en avanzado estado de gestación. Al comparar los cambios en la masa corporal relativos a la masa corporal preparto, entre los cuatro primeros meses postparto no encontramos diferencias (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,67$). En relación al tiempo que las madres comen, no hemos encontrado diferencias en los cuatro primeros meses de nuestro estudio (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,78$), a pesar de que mientras transportan comen menos que cuando no lo hacen (*Wilcoxon*, $n=5$; $Z=-2,02$; $p=0,043$) (**Figura 3.18**).

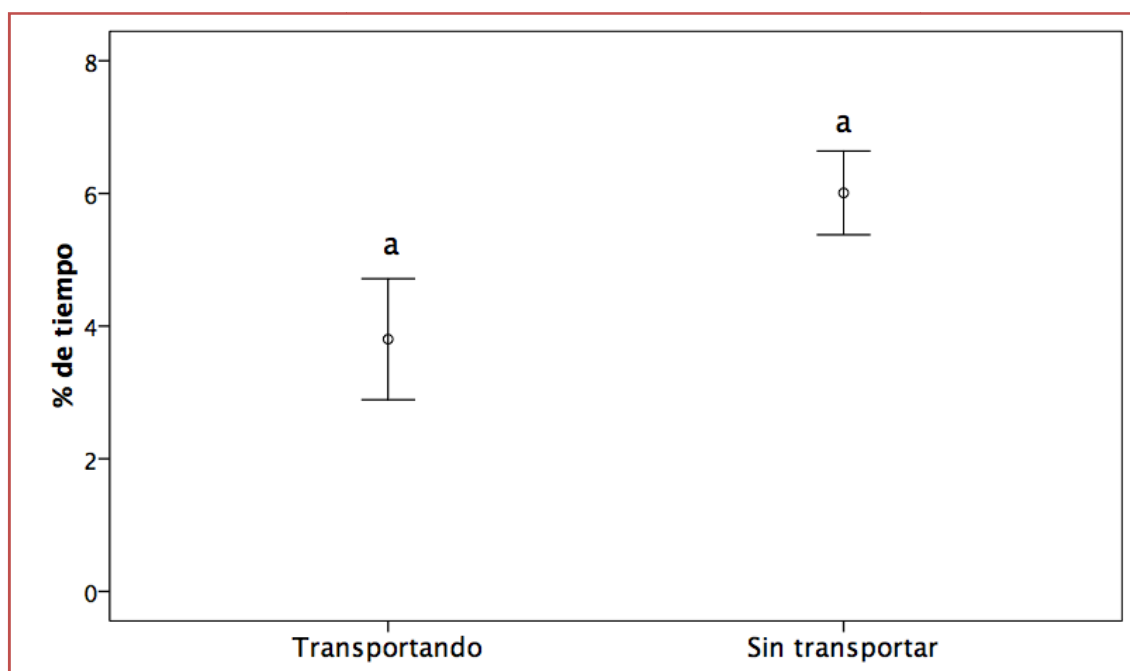


Figura 3.18. Porcentaje de tiempo que las madres pasan comiendo papilla cuando transportan y cuando no lo hacen.

Esperábamos que el conflicto se intensificara en los contextos de alimentación, para ello hemos comparado los valores medios en los cuatro primeros meses de las interacciones por la lactancia y por el transporte entre sesiones de alimentación y de no-alimentación. En relación al conflicto por la lactancia no encontramos diferencias en el tiempo que las crías maman (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-0,13$; $p=0,89$), ni en los rechazos que las crías reciben de sus madres (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-0,40$; $p=0,69$) o en la frecuencia en la que solicitan lactancia (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-1,21$; $p=0,22$). Finalmente no aparecen tampoco diferencias en el índice de rechazo de lactancia (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-0,67$; $p=0,50$). En relación al conflicto por el transporte, al comparar el tiempo que las madres transportan a las crías en las sesiones de alimentación frente a las de no-alimentación tampoco encontramos diferencias (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-0,40$; $p=0,69$). No encontramos diferencias en los rechazos que las crías reciben de sus madres (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-0,94$; $p=0,34$), ni en la frecuencia en que las crías solitan transporte a sus madres (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-0,67$; $p=0,22$). Finalmente no aparecen diferencias al analizar ni el índice de rechazo de transporte (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-1,48$; $p=0,14$), ni el índice de responsabilidad del transporte entre las sesiones de alimentación y de no-alimentación (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-0,13$; $p=0,89$). La **Figura 3.19** muestra el índice de Hinde de responsabilidad del transporte en las sesiones de alimentación y de no alimentación en las díadas madre cría, como puede observarse los valores están próximos a cero en ambos casos.

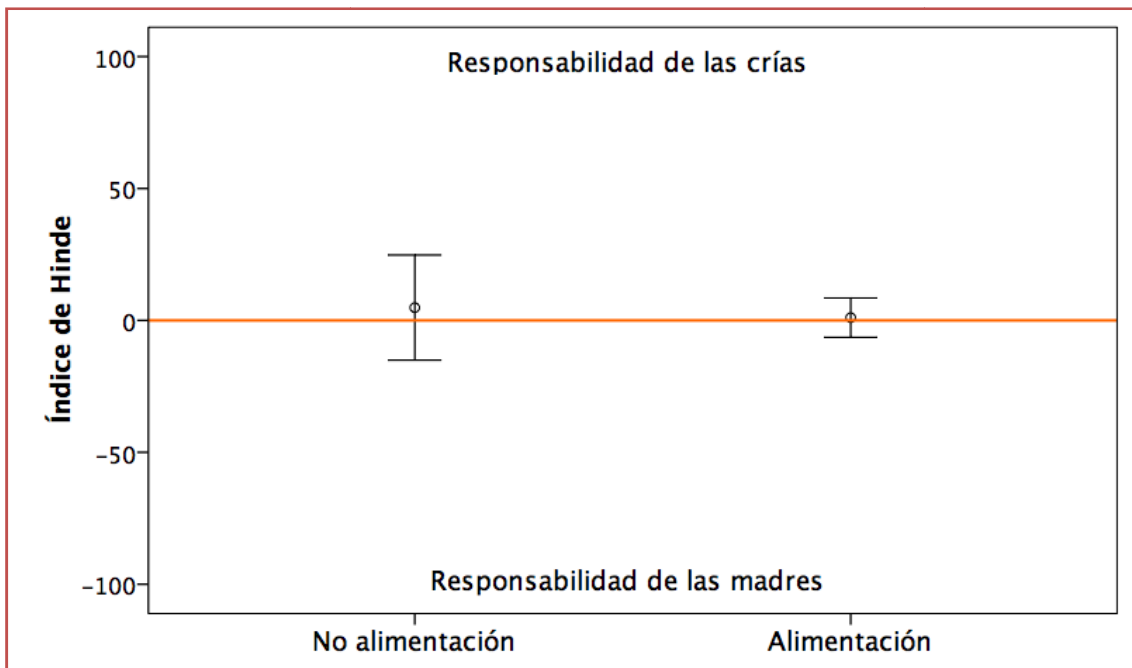


Figura 3.19. Índice de Hinde de responsabilidad del transporte en las díadas madre-cría en las sesiones de alimentación y de no alimentación

Conflicto paterno-filial

Transporte

Hemos encontrado diferencias al comparar el tiempo que los padres transportan a las crías en los 4 primeros meses postparto (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p<0,01$), los padres transportan más en el mes 1 que en el mes 4 ($q_T=4,2$; $p<0,05$) y en el mes 2 que en el mes 4, pero sin alcanzar el nivel de significación en este caso ($q_T=3,5$; $p<0,1$). La **Figura 3.20** muestra el porcentaje de tiempo que las crías son transportadas por los padres. En el caso de los rechazos sin embargo, no encontramos diferencias (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,85$), y tampoco al comparar las demandas de transporte que las crías realizan a sus padres (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,50$). La **Figura 3.21** muestra la frecuencia de rechazos y de demandas de transporte por hora. No encontramos diferencias tampoco al comprar el índice de rechazo del transporte (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,12$) (**Figura 3.22**). Al comparar el índice de responsabilidad del transporte entre los cuatro primeros meses postparto, no encontramos diferencias en las díadas padre-cría (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,12$). En la **Figura 3.23** se puede observar que durante los dos primeros meses los padres son los principales responsables, en el cuarto mes la cría pasa a ser la principal responsable del transporte.

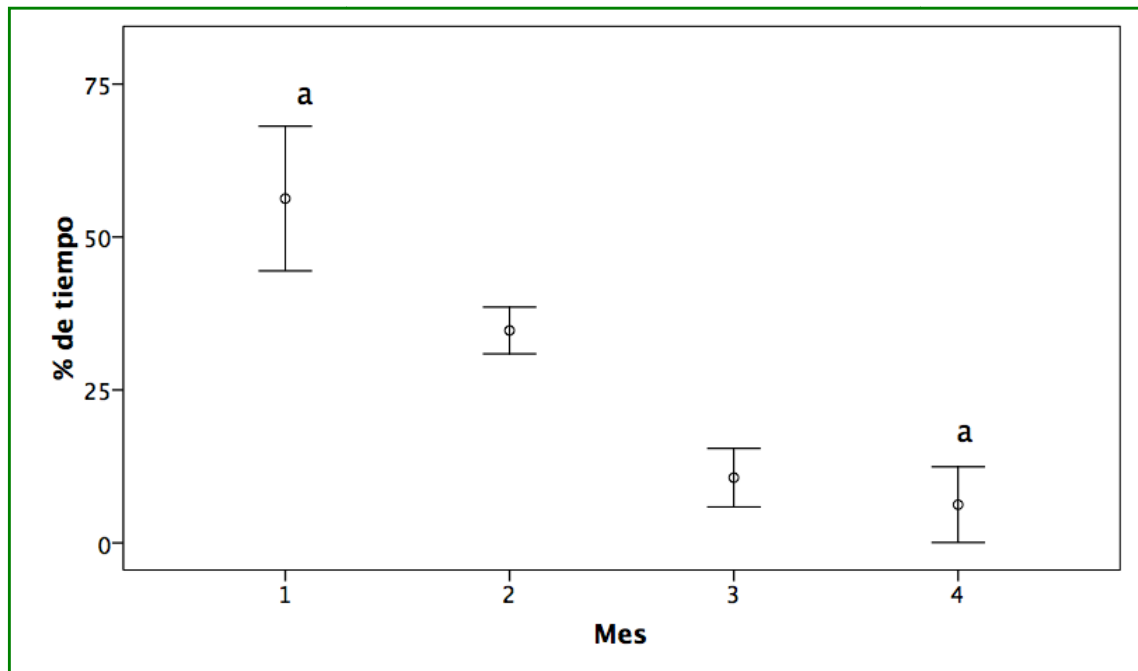


Figura 3.20. Porcentaje de tiempo que las crías son transportadas por los padres.

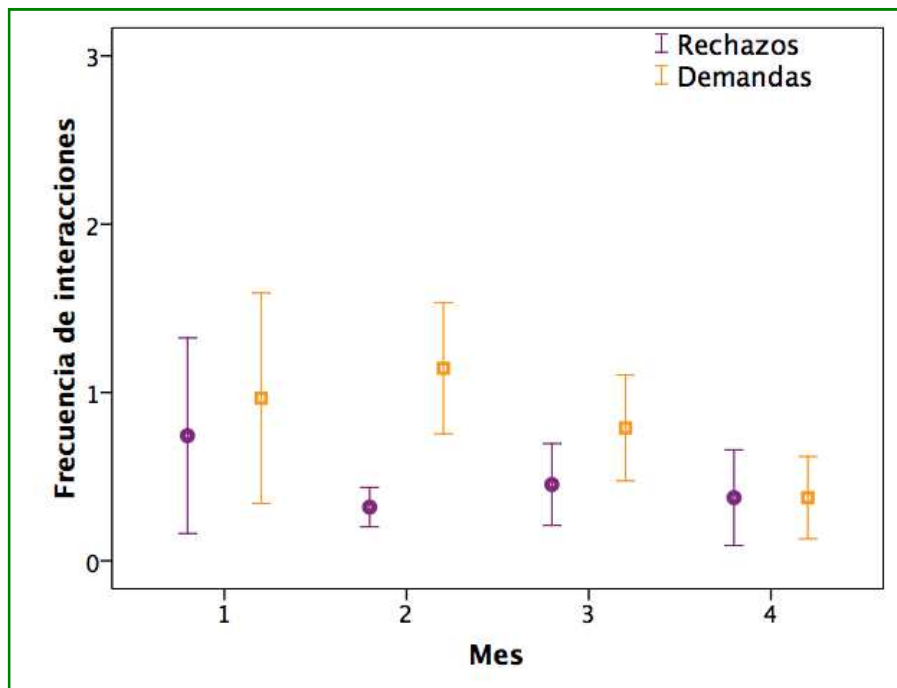


Figura 3.21. Rechazos del padre y demandas de transporte de las crías por hora de observación

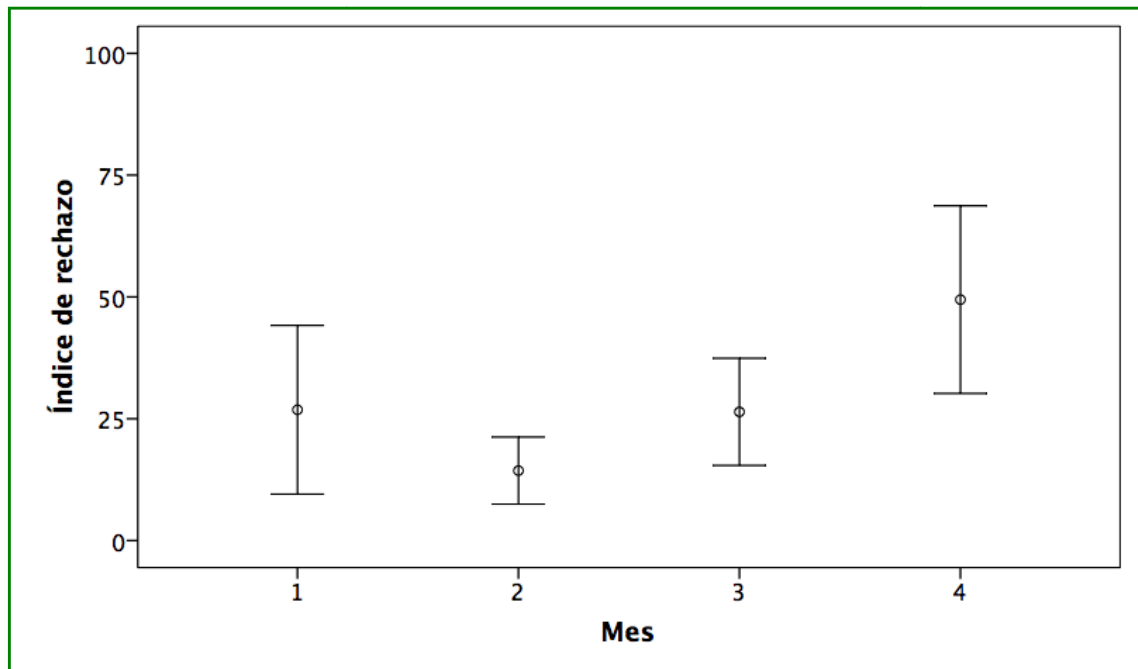


Figura 3.22. Índice de rechazo de transporte de los padres

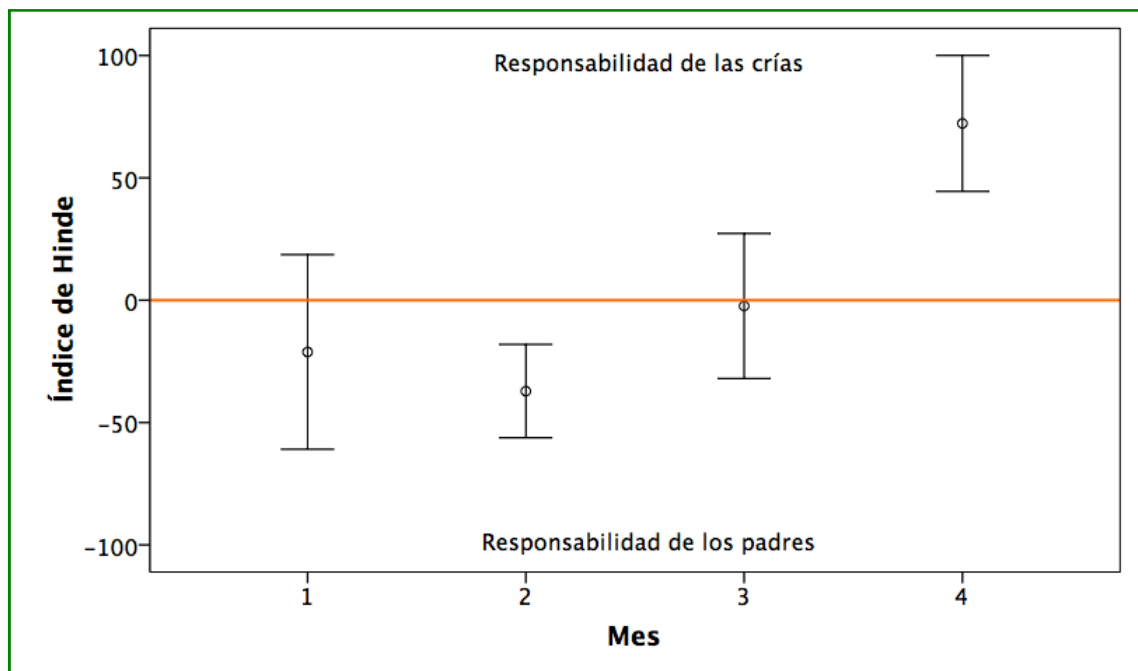


Figura 3.23. Índice de Hinde de la responsabilidad del transporte en las díadas padre-cría.

Compartición de alimento

En relación a la compartición de alimento entre los padres y las crías no encontramos diferencias entre los meses 2-5 (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,09$). La **Figura 3.24** muestra la frecuencia de comparticiones de alimento de los padres a las crías. Sin embargo al comparar los rechazos encontramos diferencias de forma próxima a la significación (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,06$). No encontramos diferencias al comparar las demandas de ítem que las crías realizan a sus padres (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,12$). La **Figura 3.25** muestra la frecuencia de rechazos y demandas de alimento durante los meses 2-5. Tampoco encontramos diferencias al comparar el índice de rechazo de la compartición de alimento entre los meses (*Friedman*, $n=5$; $gl=3$; $p=0,27$) (**Figura 3.26**).

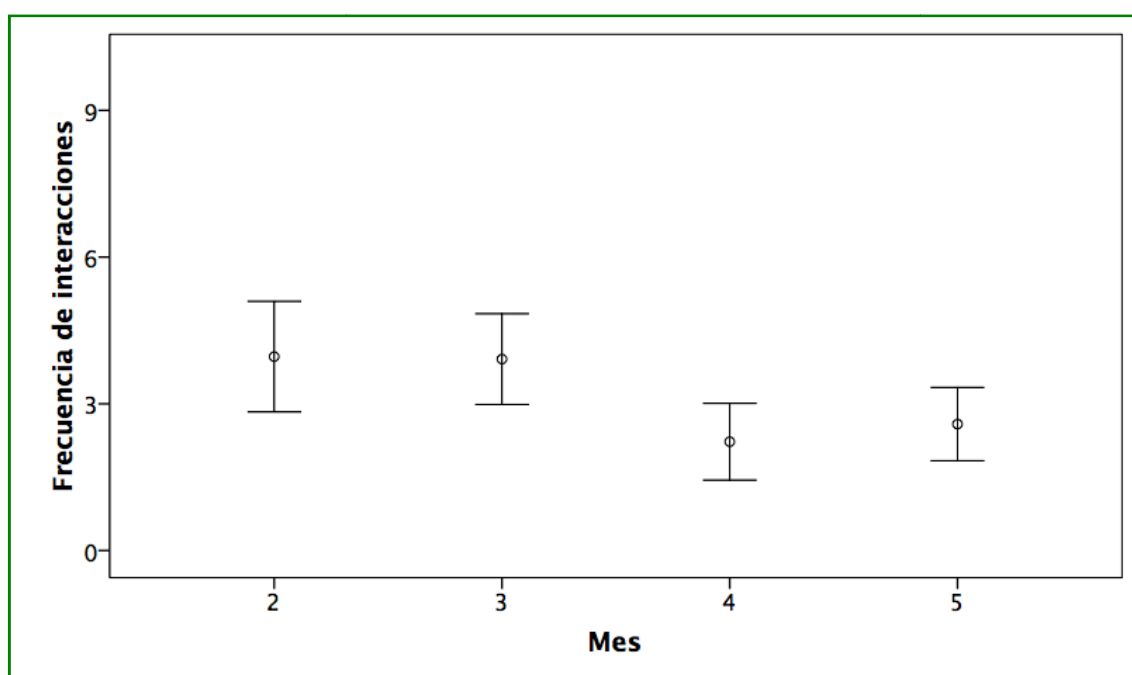


Figura 3.24. Transferencias de alimento de los padres a las crías por hora de observación

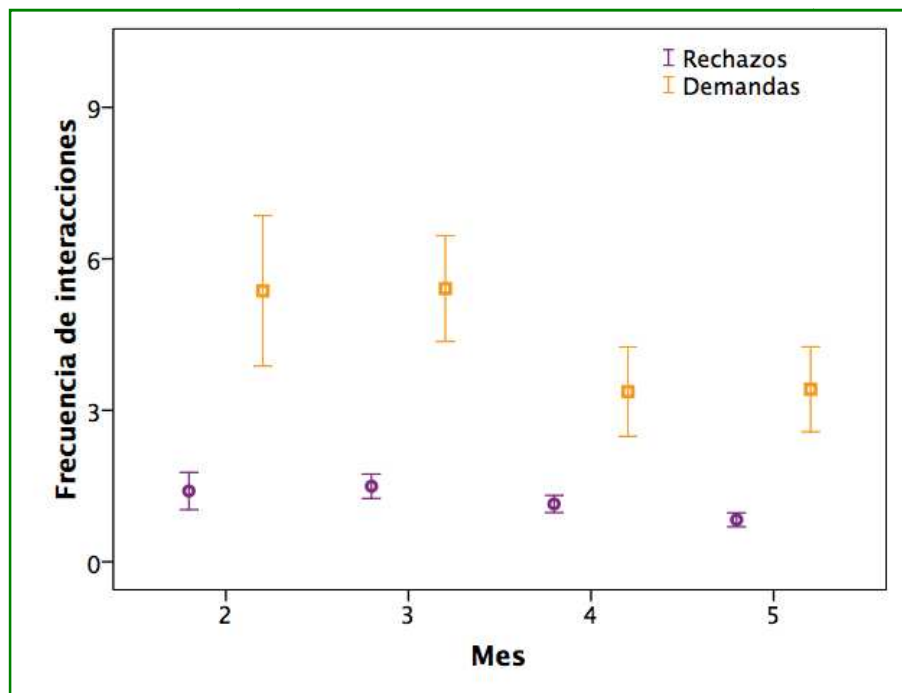


Figura 3.25. Rechazos de los padres y demandas de ítem de las crías por hora de observación.

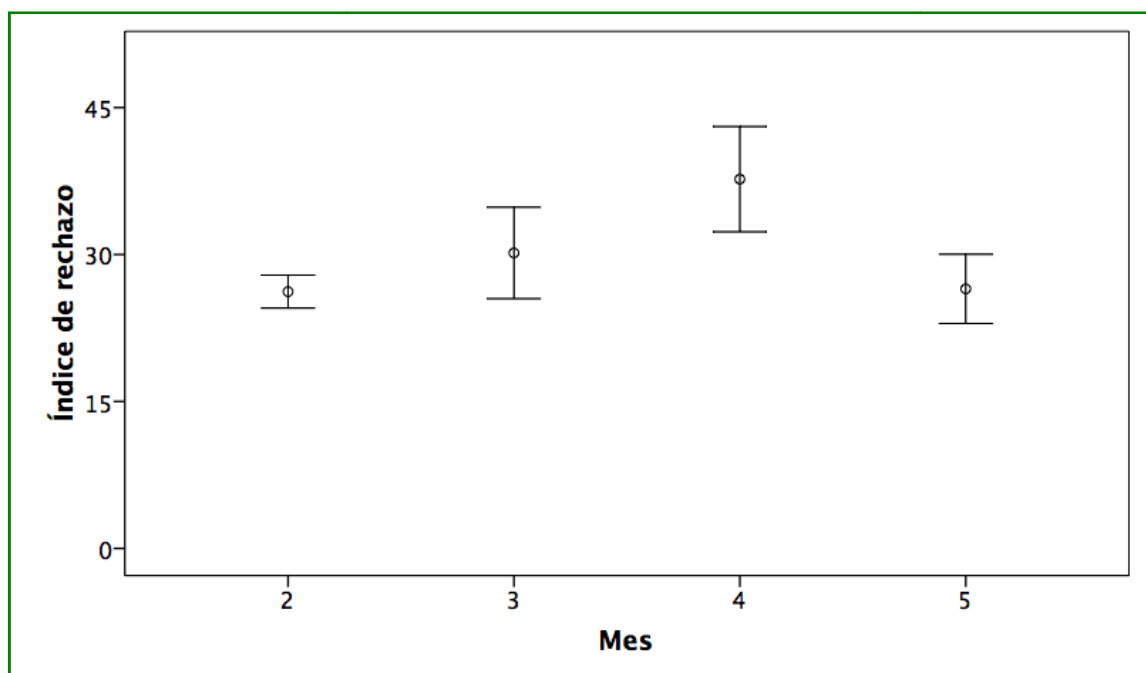


Figura 3.26. Índice de rechazo de compartición de alimento

La **Tabla 3.2** presenta un resumen del análisis de las interacciones entre los padres y la crías en relación a los distintos recursos.

Tabla 3.2. Resumen del análisis del conflicto paterno-filial. Las flechas señalan el sentido de los cambios mensuales

Recurso	Cuidado Parental	Rechazos	Demandas	Índice rechazo	Índice Hinde	Conflicto
Transporte	↓	ns	ns	ns	ns	No
Compartición	ns	↓	ns	ns		No

Al comparar los cambios en la masa corporal de los padres, relativas al mes preparto, en los cinco primeros meses postparto encontramos diferencias entre los meses (*Friedman*, $n=5$; $gl=4$; $p=0,039$). En el 2º mes los padres muestran un menor peso que en el mes 5º ($q_T=4,2$; $p<0,05$) (porcentaje de pérdida media en el 2º mes respecto del peso preparto: $-5 \% \pm 6 \%$; $MAX = -12 \%$; $MIN = 1 \%$). La **Figura 3.27** muestra las variaciones en la masa corporal de los padres relativas a la masa corporal preparto.

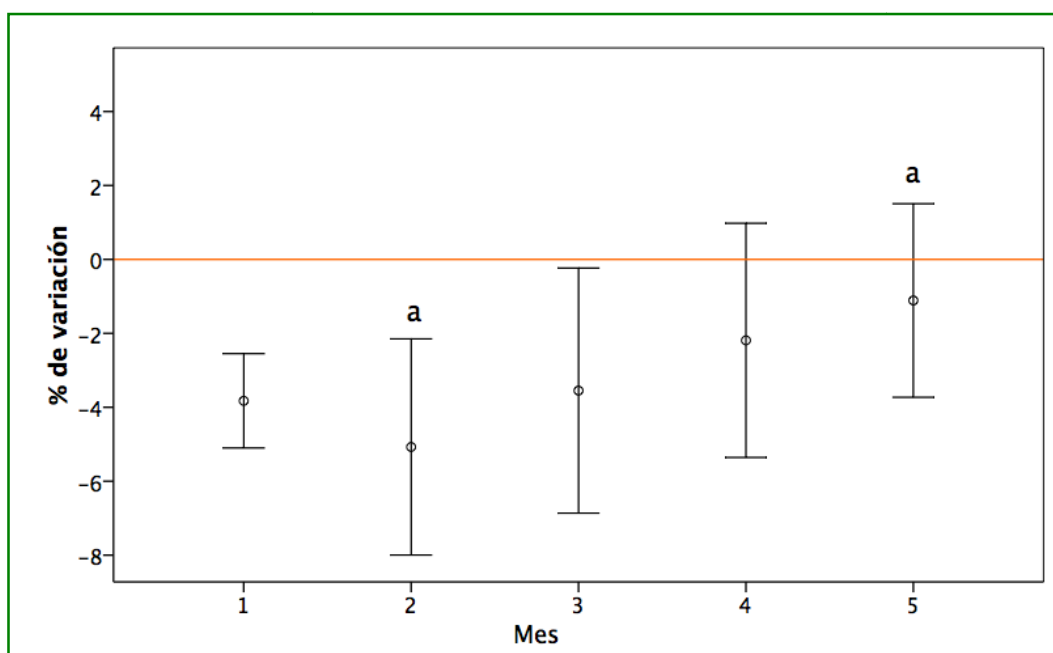


Figura 3.27. Porcentaje de cambio en la masa corporal de los padres durante los cinco primeros meses postparto.

Cuando comparamos el tiempo que los padres pasan comiendo papilla en los cinco meses de nuestro estudio encontramos diferencias (*Friedman*, $n=5$; $gl=4$; $p=0,017$). Los padres pasan menos tiempo comiendo papilla en el primer mes postparto que en el mes 5° ($q_T=3,7$; $p<0,05$), y que en los meses 3° ($q_T=3,7$; $p<0,1$) y 4° ($q_T=3,4$; $p<0,1$), aunque en estos últimos casos las diferencias no fueron significativas (**Figura 3.28**).

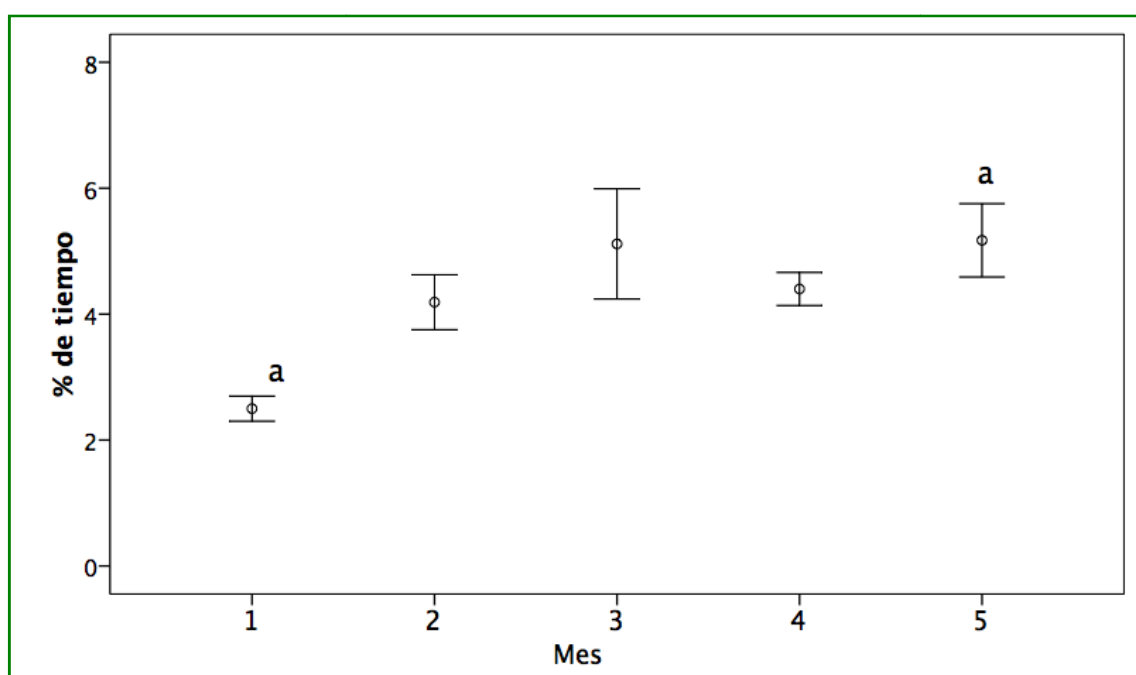


Figura 3.28. Porcentaje de tiempo que los padres pasan comiendo papilla en los cinco meses del estudio

Al comparar la relación entre el transporte y la alimentación encontramos que los padres comen más tiempo cuando no se encuentran transportando que cuando transportan a las crías (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-2,02$; $p=0,043$). Sin embargo no hemos encontrado una relación entre el tiempo que los padres pasan comiendo y el tiempo que transportan a las crías (Spearman, $n=5$; $r=0,40$; $p=0,90$). La **figura 3.29** muestra el tiempo que los padres pasan comiendo cuando transportan y cuando no transportan a las crías.

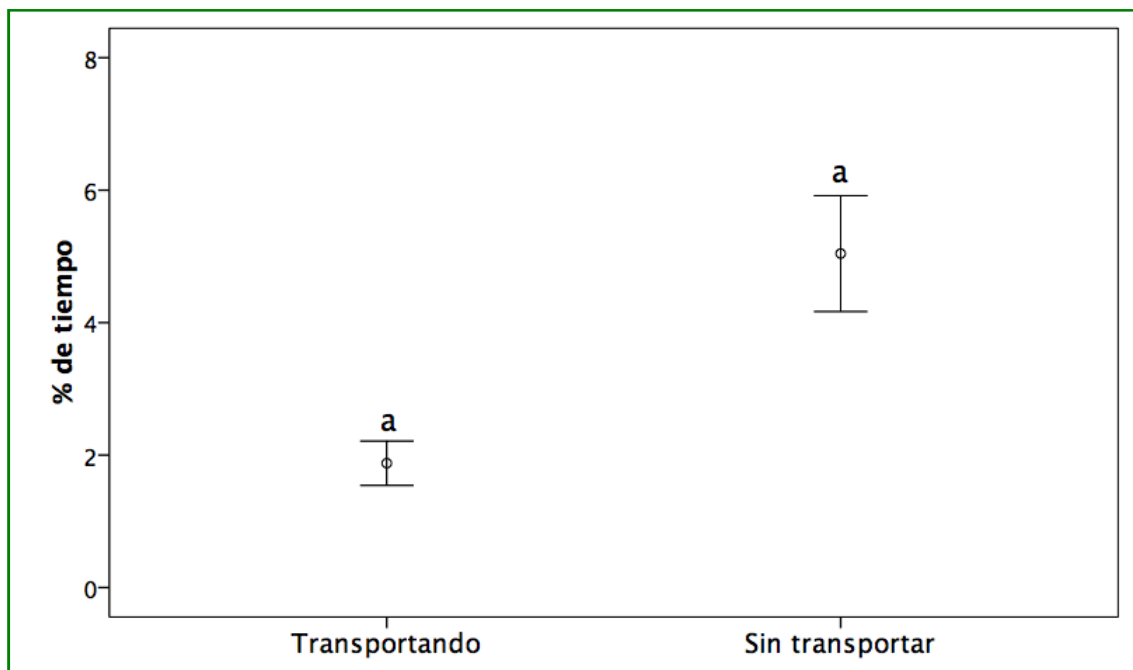


Figura 3.29. Porcentaje de tiempo que los padres pasan comiendo cuando transportan y cuando no transportan a las crías.

Al evaluar el efecto del contexto de alimentación sobre las interacciones paterno-filiales hemos encontrado que las crías son menos transportadas por sus padres en las sesiones de alimentación que en las de no-alimentación (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-2,02$; $p<0,05$). (**Figura 3.30**). Además los individuos que más reducen su transporte en las sesiones de alimentación son los que más tiempo pasan comiendo (Spearman, $n = 5$; $r = -0,9$; $p<0,05$). En las sesiones de alimentación las crías son más rechazadas por sus padres (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-2,02$; $p=0,043$) (**Figura 3.31**) pero no encontramos diferencias en las demandas de transporte que realizan las crías a los padres entre ambas sesiones (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-1,48$; $p=0,14$).

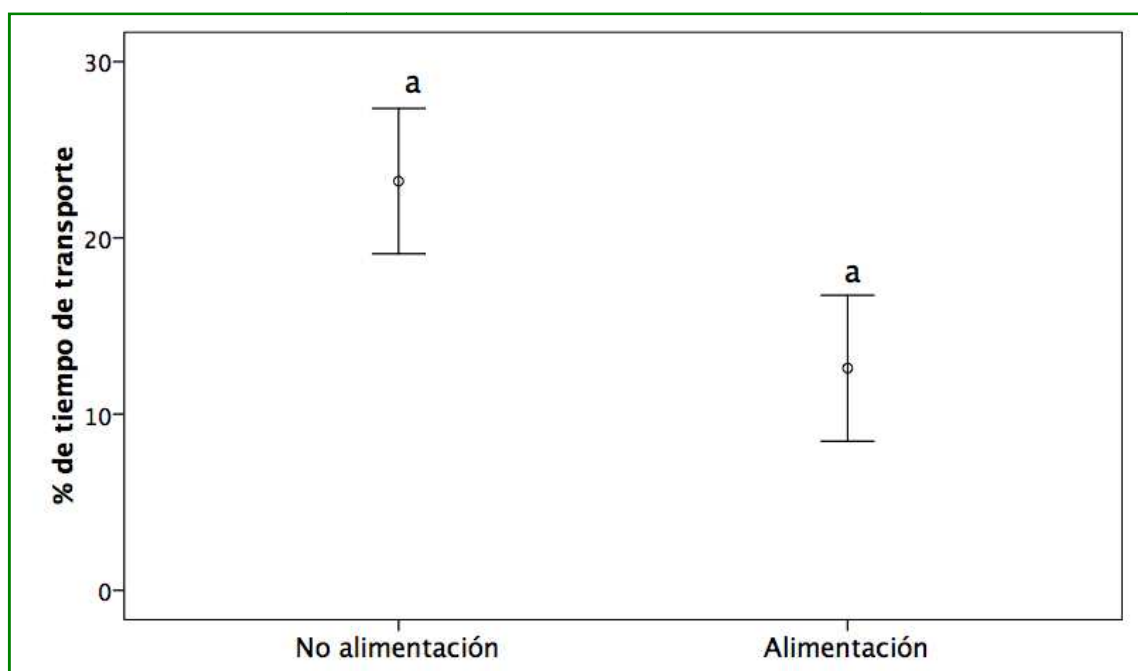


Figura 3.30. Porcentaje de tiempo que las crías son transportadas por los padres en sesiones de alimentación y de no alimentación.

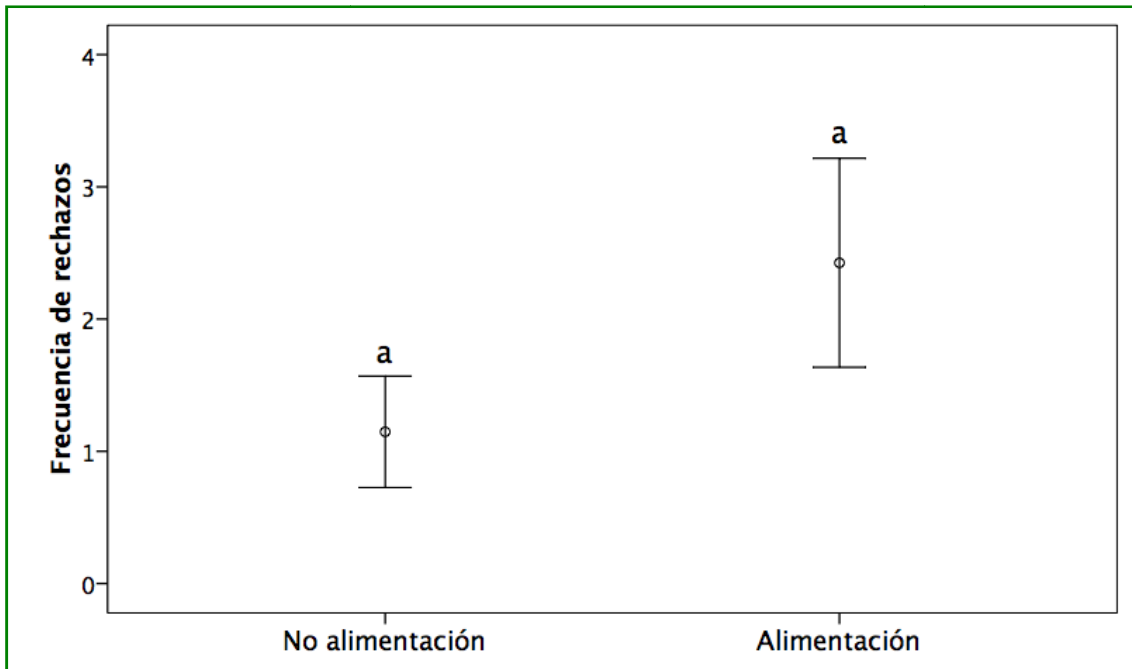


Figura 3.31. Rechazos de transporte de los padres en las sesiones de alimentación y de no alimentación por hora de observación.

Encontramos diferencias al analizar el índice de rechazo entre ambas sesiones (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-2,02$; $p=0,043$), los padres presentan un mayor índice de rechazo en las sesiones de alimentación que en las sesiones de no alimentación (**Figura 3.32**). El análisis del índice de responsabilidad muestra que las crías son más responsables del transporte durante las sesiones de alimentación (Wilcoxon, $n=5$; $Z=-2,02$; $p=0,043$) (**Figura 3.33**).

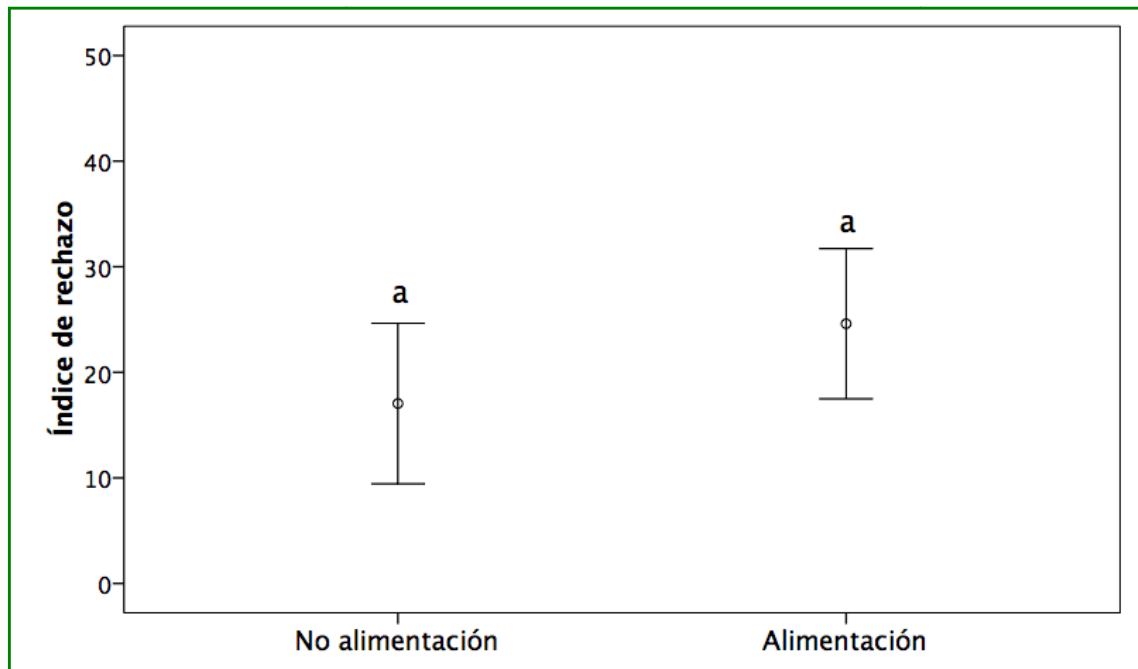


Figura 3.32. Índice de rechazo de transporte de los padres en sesiones de no alimentación y de alimentación

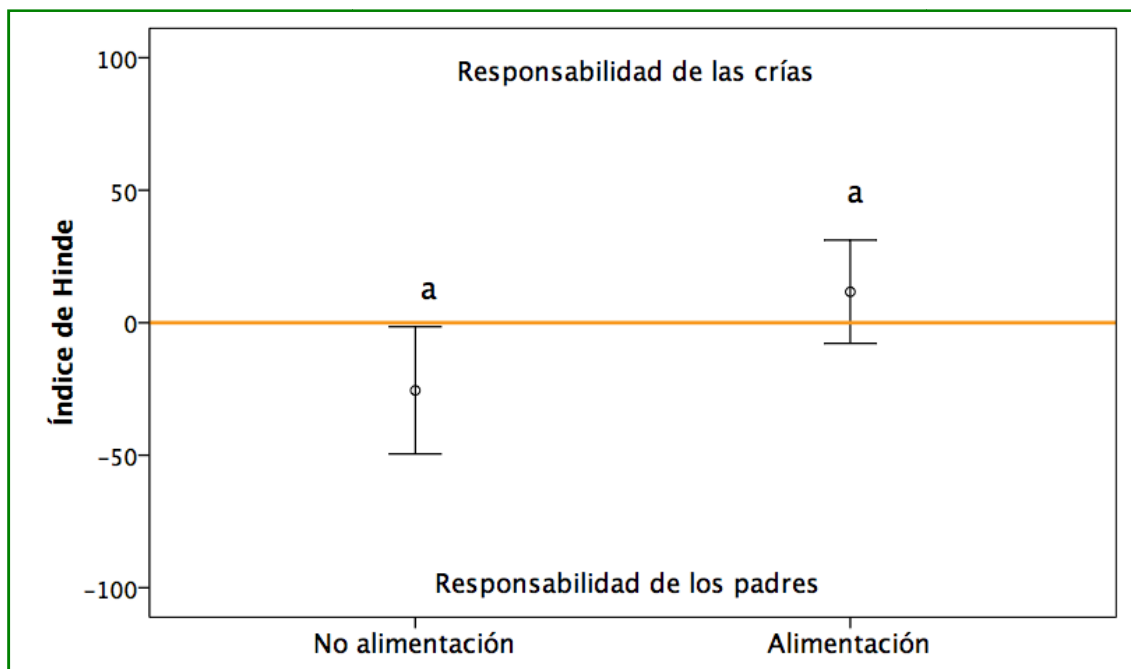


Figura 3.33. Índice de Hinde de responsabilidad del transporte en las díadas padre-cría en las sesiones de alimentación y de no alimentación.



Padre de tití de cabeza blanca transportando una cría de 4 semanas

DISCUSIÓN

4. Discusión

Una de las características más distintivas de los calitricidos es el sistema de crianza cooperativa que presentan (Emlem, 1991; Solomon y French, 1997), en el que otros individuos distintos de la madre proporcionan cuidados a las crías transportándolas y alimentándolas (Tardif, 1997; Snowdon, 1996; Snowdon y Ziegler, 2007). Aunque estos sistemas se encuentran presentes en otros mamíferos (Emlen, 1991; Jarvis, 1981; Jennions y Macdonalds, 1994; para una revisión: Solomon y French, 1997), es un sistema exclusivo de los calitricidos dentro del orden de los primates. Recientemente sin embargo, se ha propuesto un sistema de crianza similar para el caso de los humanos (Hrdy, 2005). La ayuda en el transporte de unas crías muy pesadas, que además interfieren en la alimentación de sus transportadores (Digby y Barreto, 1996; Price, 1992a y 1992; Sánchez, 1997), se ha considerado de gran importancia para que la madre tenga éxito en su reproducción (Garber y cols., 1984; Jonhson y cols., 1991; Koenning, 1995). Ya desde el día del parto, los cooperantes, y principalmente el padre, colaboran en la crianza transportando a las crías (Cleveland y Snowdon, 1984). La implicación del padre y los cooperantes en la crianza da lugar a la existencia de diferentes vínculos entre la cría y sus cuidadores al tomar parte éstos en el proceso de independencia (Kostan y Snowdon, 2001; Mason, 1997). No es sólo la madre la que interviene en la crianza asumiendo los costos derivados de ésta, sino que serían además el padre y los cooperantes, individuos que estarían asumiendo costos durante la crianza. Algunos estudios previos han relacionado el cuidado de las crías con pérdidas de peso en los padres y cooperantes (Achenbach y Snowdon, 2002; Sánchez y cols., 1999, 2005). Esta asunción de costos por individuos distintos de la madre debería tener

implicaciones en relación a como tiene lugar el proceso de independencia de las crías. La teoría del conflicto parento-filial (Trivers, 1974) plantea que la cría y los padres, habitualmente la madre en los primates, están en desacuerdo en la cantidad de inversión que están dispuestas a recibir y proporcionar respectivamente. Mientras que la cría se vería beneficiada de la inversión continuada de la madre en ella, para la madre a partir de un determinado punto sería más beneficioso comenzar a invertir en un nuevo evento reproductivo. Este conflicto genético se expresaría conductualmente en un desacuerdo entre las demandas de la cría y los cuidados proporcionados por la madre. En este estudio se había planteado que en el sistema de crianza cooperativo del tití de cabeza blanca deberíamos encontrar la expresión de un conflicto conductual también con el padre, y no sólo con la madre, al jugar éstos un papel relevante en el cuidado de las crías.

En los primates del viejo mundo, en los que la lactancia impide la maduración de los folículos, mediante la inhibición del patrón normal de secreción del factor liberador de gonadotropinas (GnRH) (McNeilly, 1997, 2001), el estudio del conflicto materno-filial en los primates se ha considerado principalmente en relación a la finalización de la lactancia y la reanudación de la reproducción en las hembras. Así, la duración de la lactancia y del período de amenorrea subsecuente se ha utilizado como indicador de la transición entre la inversión en la cría presente y la inversión en un nuevo evento reproductivo (Gomendio, 1991; Lee, 1996; Worlein y cols., 1988). Las hembras reproductoras de los calitricidos se caracterizan por la ausencia de un período de amenorrea post-parto tan claro como en otras especies (French y cols., 1996; Lunn y McNeilly, 1982; Ziegler y cols., 1987b). Sin embargo cuando se amamantan dos crías el período de amenorrea tiene una duración media de 31 días mientras que cuando se

amamanta una sola crías dura una media de 15 días (*Saguinus oedipus*, Ziegler y cols., 1990a).

En nuestro estudio la lactancia disminuye progresivamente a lo largo de los meses tal y como describen otros estudios previos (Ingram, 1977; Cleveland y Snowdon, 1984). Aunque la reducción de la lactancia se produce desde el segundo mes postparto las diferencias no son significativas hasta el 3^{er} mes (figura 3.1). La temprana reducción de la lactancia es posible por el inicio de la ingesta sólida por parte de las crías, que comienza a producirse ya en el segundo mes (Cleveland y Snowdon, 1984; Joyce y Snowdon, 2007). Esta nueva forma de alimentación en las crías es facilitada por la existencia de un sistema de crianza cooperativo en el que todos los individuos del grupo comparten activamente alimento con las crías (Brown y Mack, 1978). La progresiva reducción de la lactancia se produce sin un aumento simultáneo de los rechazos de lactancia por parte de la madre (Figura 3.2), que sólo incrementan de forma significativa en el cuarto mes después de que la lactancia ya se ha reducido. De hecho, durante el los primeros meses la frecuencia de rechazos de lactancia es muy baja con valores próximos a cero. Por otra parte las crías demandan progresivamente más lactancia a las madres, aunque las diferencias no alcanzan el nivel de significación ($p=0,06$). La figura 3.2 muestra que en el tercer mes las demandas de las crías muestran una amplia dispersión. El índice de rechazo proporciona una medida de la respuesta de la madre a las demandas de lactancia de su cría, con valores bajos indicaría que la madre satisface todas las demandas de su cría mientras que con valores altos indicaría que las demandas de la cría son principalmente rechazadas. El índice de rechazo de la lactancia (figura 3.3) incrementa su valor a lo largo de los meses siendo máximo también durante el cuarto mes, lo que indicaría que las madres rechazan un mayor

número de demandas de lactancia progresivamente y especialmente en el 4º mes. La menor tolerancia que muestran las madres, asociada a la finalización de dicho recurso podría interpretarse como un desacuerdo entre la madre y la cría sobre la duración del período de lactancia.

No existen referencias en la literatura sobre cómo se produce el proceso de destete en el tití de cabeza blanca. Ximenez y Sousa (*Callithrix jacchus*, 1996) con un período de estudio de 14 semanas, encuentran la aparición de un conflicto por la lactancia en el marmosete común, pero su desarrollo presenta diferencias con los resultados de nuestro estudio, ya que el conflicto por la lactancia se produce en fases intermedias del proceso de destete, y no asociado al final de la inversión. Los autores describen que durante el segundo mes postparto se produce una reducción en el tiempo que las crías pasan mamando así como una reducción de la frecuencia de los episodios de lactancia. Además encuentran que durante este mes es más frecuente que las madres terminen los episodios de lactancia y menos probable que los empiecen, indicando, en opinión de los autores, la existencia de un conflicto por la lactancia. Por otro lado, Jurke y Pryce (1994) encuentran en *Callimico*, que a pesar de que la frecuencia de episodios de lactancia permanece constante, hay una reducción del tiempo que la cría pasa mamando. En este estudio el tiempo de lactancia se reduce durante las primeras seis semanas de vida de las crías sin que aparezca un aumento de las demandas por parte de la cría o un aumento de los rechazos de la madre. Estos autores concluyen en base a estos resultados que no habría evidencia de conflicto conductual por la lactancia en esta especie. Según estos autores la ausencia de conflicto se explicaría por el bajo efecto de la lactancia sobre la duración de la amenorrea postparto. Así la lactancia no sería un terreno de conflicto entre las madres y sus crías, y el conflicto materno-filial lo

relacionan principalmente a la reducción del transporte. Sin embargo el estudio en *Callimico* no se prolonga más allá de la sexta semana, cuando la lactancia tiene todavía un papel relevante en la alimentación de las crías, por lo que no es posible valorar la existencia de un conflicto conductual asociado al final del proceso de destete. Martin (1984) propone que el conflicto por la lactancia sería especialmente intenso durante las fases intermedias de la inversión ya que al final del proceso de destete la baja frecuencia de amamantamiento no afectaría significativamente al éxito reproductivo de la madre. Sin embargo en los primates calitrícidos el éxito reproductivo de la madre no parece verse influido de forma notable por la lactancia ya que las madres son capaces de ovular y concebir mientras aún dan de mamar (French y cols., 1996; Lunn y McNeilly, 1982; Ziegler y cols., 1987a). En este sentido una reducción temprana de la lactancia, sin consecuencias reproductivas, cuando la cría es aún incapaz de alimentarse de comida sólida podría poner en peligro la supervivencia de la cría. Nuestros resultados apuntan que el conflicto por la lactancia se produciría en un momento avanzado del desarrollo cuando las crías ya son eficientes en su alimentación de alimentos sólidos (Cleveland y Snowdon, 1984).

No obstante diversos estudios han puesto de manifiesto que el tiempo de lactancia es una medida pobre como indicador del propio valor del recurso; tanto la eficiencia de las crías al mamar puede variar a lo largo del desarrollo de la cría (Clutton-Brock, 1991; Babitt y Packard, 1990; Higgins, Costa, Huntley y Le Boeuf, 1988), como la habilidad de la madre para secretar leche puede variar con la experiencia (Butte, Wills, Jean y O'Brian-Smith, 1985; Green 1990; Birgersson y Ekvall 1994), por lo que un menor tiempo de lactancia podría no relacionarse con una menor inversión (Cameron, 1998). Por otro lado la composición de la leche en tres especies de

calitricidos muestra variaciones durante el período postparto (Power, Oftedal y Tardif, 2002), lo que podría explicar las diferencias interespecíficas encontradas entre los distintos estudios llevados a cabo. Además los costos relativos a la crianza de infantes también se han considerado diferentes para los distintos géneros (Tardif, 1997), y el desarrollo de las crías también muestra variaciones entre las especies de calitricidos (Tardif y cols., 1993; Tardif y cols., 2001), lo que hace esperable que existan variaciones entre estudios con diferentes especies en el momento de la ocurrencia de las transiciones en la inversión.

En relación al transporte de las crías por parte de las madres, estén éstas mamando o no, en nuestro estudio hemos podido observar como ya desde el primer mes las crías son transportadas por las madres menos del 50 % del tiempo, siendo significativas las diferencias entre el mes 4 y el 1 (Figura 3.4). En este sentido las diferencias se producen entre los mismos meses que en el caso de la lactancia. Ya en el primer mes se producen los primeros rechazos maternos a las crías, siendo éstos más frecuentes en los meses 2-3, mostrando nuestra muestra una gran dispersión durante el segundo mes (figura 3.5). Las crías por su parte también demandan más a sus madres en los meses 2-3, pero de forma significativa sólo en el segundo mes. Así en el transporte encontramos que el aumento de los rechazos de la madre y las demandas de las crías es previo (2º mes) a cuando se hace efectiva la reducción del cuidado (4º mes). Además los índices de rechazo y responsabilidad (figuras 3.6 y 3.7, respectivamente) reflejan un cambio de roles entre la madre y la cría en el mantenimiento del transporte entre los meses 2º y 3º. Por un lado el índice de rechazo muestra como la madre es menos tolerante a las demandas de la cría a partir del tercer mes. Por otro lado, el índice de responsabilidad muestra valores negativos y cercanos a cero durante los dos primeros

meses, indicando una baja responsabilidad por parte de la madre, y comienza a tener valores positivos en el tercer mes llegando a valores superiores a 50 en el 4º mes. Es decir, a partir del tercer mes son las crías las que inician más frecuentemente los episodios de transporte y las madres las que los finalizan. Cabe decir, por tanto, que nuestros resultados apuntan a la existencia de un conflicto entre las madres y las crías en relación a su transporte durante los meses 2-3. Así el conflicto por el transporte parece producirse ya en etapas intermedias del cuidado y no asociado a la terminación de éste, como ocurría en la lactancia.

Estos resultados son similares a los obtenidos por otros autores con el tití de cabeza blanca. Cleveland y Snowdon (1984) señalan que en el comienzo del segundo mes se produce la transición en la responsabilidad del contacto de los padres a las crías, aunque este trabajo presenta algunas diferencias metodológicas con el nuestro. Así, los autores consideran conjuntamente las interacciones con cualquiera de los dos progenitores y además no diferencian entre las conductas de transporte y de contacto. En un trabajo previo aunque con otro primate calitrícido, Ingram (*Callithrix jacchus*, 1977), encontró que la madre rechazaba a las crías ya desde el primer mes, y un aumento del índice de rechazo durante el segundo y especialmente intenso en el tercer mes. Los resultados del estudio (Ingram, 1977), se asemejan a los nuestros en la aparición de un conflicto temprano por el transporte caracterizado por un aumento del índice de rechazo de las madres. Otros autores Jurke y Pryce (1994) con *Callimico goeldii* encontraron que el conflicto entre las madres y las crías aparecía ya durante el primer mes asociado al transporte alcanzando un máximo a principios del segundo mes. Sin embargo como se explicó previamente este estudio finaliza pronto, en la semana 6 postparto, por lo que desconocemos que ocurre posteriormente.

Un conflicto temprano en relación al transporte, siendo ésta una actividad que puede ser asumida por otros miembros del grupo, permitiría a las hembras reproductoras descargarse del esfuerzo de transporte de la descendencia presente, lo que podría favorecer la inversión en un nuevo evento reproductivo ya en el primer mes (Fite y cols., 2005b), momento en el cual se produce la primera ovulación postparto (Ziegler y cols., 1987b). En este sentido algunos autores han propuesto que es el costo de transportar el peso de las crías el que parece provocar la transición del transporte a otros miembros del grupo (Anzenberger, Falk y Mattle, 2007). Así por ejemplo, la primera transferencia de la madre al padre parece adelantarse cuando se crían gemelos en comparación a cuando se produce en los partos de una sola cría (Snowdon, 1996). Más recientemente Anzenberger y colaboradores (2007) han mostrado, en *Callimico goeldii*, que el incremento artificial del peso que la madre transporta hace que ésta transfiera las crías antes al padre. Los partos en esta especie se caracterizan por la producción habitualmente una sola cría por camada y la primera transferencia de la madre al padre se produce alrededor de la semana 3 (Schradin y Anzenberger, 2003). Sin embargo cuando las madres en estas especies son lastradas durante el período postparto con un peso similar al de una cría extra, las madres comienzan a rechazar a sus crías ya en la primera semana y es en este momento cuando se produce la transición al transporte paterno (Anzenberger y cols., 2007). De esta forma parece que la aparición del comportamiento de rechazo de la madre a la cría iniciaría el transporte del padre u otros cooperantes. Por tanto el costo del transporte, aproximado mediante el peso transportado, parece afectar al momento del conflicto materno-filial y la aparición de los rechazos de transporte. Como decíamos antes, Martin (1984) consideraba que el conflicto era más probable en fases intermedias del cuidado debido a su mayor costo

que en las fases finales; sin embargo la posibilidad de reducir el cuidado, no sólo vendrá dado por el costo asumido por la madre, sino también por el riesgo de poner en peligro la vida de la cría (Altmann, 1980). Por tanto, si bien la lactancia es un cuidado que sólo puede ser asumido por la madre, en relación al cual un rechazo temprano pondría en peligro la vida de la cría, en los grupos de crianza cooperativa el transporte puede ser asumido por otros miembros del grupo. Esto podría explicar las diferencias temporales observadas en el momento del conflicto por la lactancia y por el transporte.

En las hembras de *Callithrix kuhlii* el esfuerzo de transporte se ha relacionado con la ocurrencia o no de concepción postparto (Fite y cols., 2005a, b). Aquellas hembras de marmosete que concebían durante el período de máxima dependencia de las crías (primer mes), reducían su contribución al transporte de las crías ya desde este mes, mientras que aquéllas que concebían en un momento más tardío del desarrollo, reducían su esfuerzo de transporte más tarde. Como indicamos en el apartado de métodos (ver apartado 2.2), nuestras hembras podían clasificarse en hembras con concepción temprana, que ovularon y concibieron en el primer mes postparto (días 13 y 14), y en un segundo grupo de hembras de concepción tardía, que presentaron ovulaciones y preñeces más tarde, a finales del 2º y 4º mes respectivamente. Esto hacía esperar que ambos grupos de hembras se caracterizaran por una implicación diferente en el transporte de las crías. Por ello, debido al reducido tamaño de la muestra, recurrimos a un análisis descriptivo de los resultados en ambos tipos de madres, por lo que nuestras reflexiones deben ser consideradas cautelosamente. La gran dispersión que muestran los rechazos de transporte de las madres durante el segundo mes postparto (Figura 3.5) podría deberse a que la muestra está integrada por este grupo heterogéneo de hembras, tres de las cuales estaban preñadas en ese momento y otras dos no. Ambos tipos de

hembras parecen mostrar una reducción del transporte durante la segunda quincena postparto (figura 3.8), sin embargo, mientras que las hembras de concepción temprana siguen mostrando bajos niveles de transporte durante el segundo mes, las hembras de concepción tardía vuelven a aumentar su esfuerzo de transporte en el segundo mes. Acompañando al aumento del transporte durante el segundo mes postparto, las hembras de concepción tardía muestran un aumento del rechazo a sus crías (figura 3.9) y a la vez son más demandadas por éstas (figura 3.10), especialmente en la segunda quincena del 2º mes. De manera similar las hembras de concepción tardía muestran valores mayores del índice de rechazo y son menos responsables de transportar a sus crías ya desde finales del segundo mes (figuras 3.11 y 3.12). Por su parte las hembras de concepción temprana aunque también parecen recibir un mayor número de demandas de transporte de sus crías durante el segundo mes, no muestran en este período cambios ni en los rechazos, ni en el índice de rechazo de sus crías. Además el valor del índice de Hinde de responsabilidad del transporte no tiene valores positivos hasta el tercer mes. Estos resultados parecen indicar que las crías aumentan sus demandas de transporte durante el segundo mes, sin embargo mientras que las hembras de concepción temprana reducen su transporte sin aumentar la tasa de rechazo, las hembras de concepción tardía aumentan su transporte a pesar de que rechazan más a sus crías. Las madres que conciben tarde transportan más a pesar de ser las que más rechazan a sus crías. Nuestros grupos de estudio presentaban tamaños pequeños (ver Tabla 2.1), especialmente las hembras de concepción tardía (A y B) se encontraban en grupos formados sólo por parejas y sin cooperantes adicionales. En los sistemas de crianza cooperativa de los calitricidos, la posibilidad de las madres de reducir su transporte va a venir determinada por la cantidad de cooperantes disponibles para ayudar en la crianza (Bales, y cols., 2002; Fite y cols., 2005b; Washabaugh, y cols., 2002). En nuestros grupos de estudio el

grupo D y E contaban con la presencia de tres cooperantes adultos y subadultos mientras que en el grupo C existía un individuo que pasó de juvenil a subadulto a mediados del estudio (3^{er} mes). Los estudios apuntan que las madres obtienen beneficios, en términos de reducción de su inversión en la crianza, ya desde la sola presencia de un cooperante extra (Rothe y cols., 1993; Snowdon, 1996), y que cuando las madres transportan parecen limitarse a los episodios de lactancia (Box, 1977; Ingram, 1977; Ximenez y Sousa, 1996). Así, en los grupos con cooperantes de nuestro estudio las madres podrían limitar su participación en el transporte, siendo éstas además las que concibieron pronto. En los calitrícidos se produce una ralentización del crecimiento fetal durante las primeras etapas del desarrollo (Hartwig, 1996) y las hembras son capaces de reducir el tamaño de la camada gestada hasta la semana 80 de desarrollo en función de su condición energética (*Callithrix jacchus*, Windle, Baker, Ridley, Oerke y Martin, 1999). Algunos autores han propuesto que las crías, que no podrían retrasar la siguiente camada por medio de la lactancia, estresarían fisiológicamente a sus madres a través del transporte y las demandas de cuidado (Jurke y Pryce, 1994). En este sentido algunos estudios apuntan a que el estrés ambiental puede inhibir la implantación del feto, y se relaciona con un menor número de gestaciones finalizadas y un mayor número de abortos espontáneos (*Callithrix jacchus*, Johnson y cols., 1991b). De esta forma, las hembras de grupos con cooperantes, menos solicitadas por sus crías y con menor participación en el transporte en el segundo mes, podrían estar así invirtiendo en el siguiente evento reproductivo favorecido por una menor demanda inicial. En este sentido Fite y colaboradores (2005b) proponen que las hembras de los calitrícidos habrían sido seleccionadas para tener un comportamiento oportunista flexible, de manera que reducirían su inversión en la presente camada por la

ocurrencia de concepción postparto o cuando pudieran por la disponibilidad de cooperantes.

Por otro lado las dos hembras de concepción tardía, además de tener sólo la colaboración del padre en la crianza, eran las dos hembras primerizas de la muestra. Algunos estudios señalan que las hembras primerizas muestran un comportamiento más protector con sus crías (Hooley y Simpson, 1981; Fairbanks, 1988; Gomendio, 1989), pero también que parecen rechazar más a sus crías (Caine y Reite 1983; Maestripieri y cols., 1997). En nuestro estudio las hembras primíparas a pesar de mostrar un índice de rechazo algo mayor en el 2º mes no consiguen transportar menos. También otros trabajos en el TCB encuentran que las hembras inexpertas presentan mayores índices de rechazo y agresión hacia las crías (Johnson y cols., 1991a; Washabaugh y cols., 2002). Además el índice de Hinde de responsabilidad del transporte presenta valores más extremos, tanto positivos como negativos durante los tres primeros meses. Trivers (1974) proponía que con la experiencia en diversas camadas los padres aprenderían a dirigir el comportamiento de sus crías hacia su mayor beneficio y serían menos vulnerables a las estrategias de sus crías para conseguir una mayor inversión. Así la inexperiencia de estas hembras podría estar jugando un papel en el conflicto. Las hembras primerizas presentan mayores índices mortalidad infantil (Mori, 1979; Robins y cols., 2006) e intentan supervisar al máximo el cuidado de su cría (Fairbanks, 1996; Gomendio, 1989), por lo que podrían ser más vulnerables a las demandas de cuidado de éstas. En este sentido Ingram (1977) describe que en el marmosete común la segunda generación de crías de la misma madre suele ser menos transportada y rechazada antes que la primera generación, lo que podría estar mostrando un efecto de la experiencia previa en la inversión.

El estudio de Fite y colaboradores (2005a) también mostraba como la testosterona parecía relacionarse negativamente con el esfuerzo de transporte de las crías. En este sentido nuestros resultados muestran que los valores de testosterona son mayores en los meses 3 y 4 en los que el transporte se reduce. Además las concentraciones de testosterona se relacionan negativamente con el esfuerzo de transporte de las madres. Por otro lado el estudio de Fite y colaboradores (2005a) relacionaba la disminución en el transporte y el aumento de las concentraciones de testosterona con el momento de la concepción postparto. Así, aquellas hembras que concebían en el primer mes postparto tenían mayores concentraciones de testosterona y realizaban un menor esfuerzo de transporte, durante este mes, que las hembras que concebían más tarde. Además también en este estudio se encontró una relación negativa entre las concentraciones de testosterona y el esfuerzo de transporte de las madres. Nuestros resultados podrían apoyar el papel que se ha sugerido que puede estar jugando la testosterona. Las variaciones en las concentraciones de testosterona parecen mostrar diferencias entre las hembras de concepción temprana y tardía, especialmente durante el segundo mes postparto (figura 3.14), momento en el que ambos grupos presentaban las principales diferencias en relación a su implicación en el transporte.

Los mecanismos fisiológicos subyacentes al cuidado maternal han sido uno de los tópicos que por su relevancia más estudios han acaparado. Así los resultados de distintas investigaciones han permitido construir, al menos en parte, el complicado puzzle que sostiene el adecuado cuidado de las crías (Bardi, French, Ramirez y Brent, 2004; Pryce 1996). Los estudios en primates han mostrado la importancia de la actuación de distintas hormonas esteroideas ya durante la gestación (Pryce y cols., 1988

y 1993) y posteriormente tras el parto (Bardi y cols., 2004; Numan 1994; Pepe y Albrecht 1998; Pryce, Martin y Skuse, 1995). La mayor parte de estos estudios han centrado su objetivo en los mecanismos que facilitan una motivación adecuada para cuidar de la camada en el momento del parto, lo que podríamos llamar elementos promotores del cuidado maternal. Sin embargo muy poco se ha trabajado en los factores inhibidores del cuidado maternal, las bases fisiológicas del rechazo (Fairbanks, 1996). Así, aunque son abundantes los estudios mostrando el efecto de la testosterona en los machos como inhibidor del cuidado parental (Berg y Wynne-Edwards, 2001; Fleming, 2002; Nunes y cols., 2000; Storey y cols., 2000; Wingfield y cols., 1990), el estudio de los efectos de la testosterona en las hembras se ha limitado principalmente a su relación con la agresión y las relaciones de dominancia o la conducta copulatoria (Altmann, Sapolsky y Licht., 1995; Batty, Herbert, Keverne y Vellucci., 1986; Carlson, 1993; von Engelhardt, Kappeler y Heistermann, 2000; Sannen y cols., 2003; Strier y Ziegler, 2004). En este sentido los estudios han concluido que la función que la testosterona desempeña en las hembras parece verse modificada por el sistema social y de apareamiento de la especie, apareciendo mayores concentraciones en aquellas especies en las que las diferencias de roles entre machos y hembras presentan menores diferencias (Racey y Skinner, 1979; Sannen y cols., 2003; van Jaarsveld y Skinner, 1991). Por tanto, en la medida en que los mecanismos endocrinos de regulación del cuidado parental parecen comunes entre machos y hembras (Kelley, 1988; Rosenblatt y Ceus, 1998; Wynne-Edwards, 2001; Wynne-Edwards y Reburn, 2000), la testosterona podría jugar un papel en la regulación del cuidado maternal en las hembras de calitricidos (Fite y cols., 2005a).

En relación al compartimento de alimento con la cría, la cesión de alimento significa para los padres pérdida cuantitativa y cualitativa de alimentos (Feistner y Chamove, 1986; Joyce y Snowdon, 2007; Rapaport y Ruíz-Miranda, 2006), por lo que presentaba una arena adecuada para la aparición de un conflicto conductual en el período de reducción de este cuidado. Los resultados muestran como el número de comparticiones que realiza la madre presenta valores máximos en el 2º mes (figura 3.15) que se reducen progresivamente mostrando diferencias significativas en el 5º mes. La reducción de compartición de alimento no se ve acompañada ni de un aumento de los rechazos de la madre ni de las demandas de la cría, si no con una reducción simultanea de ambas conductas (Figura 3.16). Además el índice de rechazo de alimento de la madre no muestra cambios durante todo el período, indicando que las madres no se vuelven menos tolerantes a las peticiones de sus crías y por tanto poniendo de manifiesto la ausencia de conflicto conductual en relación al compartimento alimento en el tití de cabeza blanca.

En el único estudio que ha abordado en la literatura de calitrícidos el conflicto por la compartición de alimento (*Leontopithecus rosalia*, Rappaport y Ruiz-Miranda, 2006), los autores definen que la aparición de un conflicto conductual entre progenitores y crías por la compartición de alimento debería presentarse como un incremento del índice de rechazo al aumentar la edad de la cría. Aunque en este estudio, realizado en libertad, no se diferenció entre progenitores y los distintos cooperantes, los autores describieron una reducción progresiva de las comparticiones, los rechazos y las demandas de alimento, de manera análoga a nuestro estudio. Tampoco el índice de rechazo mostró variaciones en función de la edad de las crías. Por su parte, Saito, Izumi y Nakamura (2008) encontraron, en el marmosete común, que el índice de rechazo de

las madres era mayor ante individuos de más edad, lo que interpretaron como evidencia de que la tolerancia de los progenitores hacia las demandas, disminuye al aumentar la edad de la cría. Sin embargo, este estudio comparó las diferencias en el comportamiento de los progenitores hacia crías (7-15 semanas de vida) frente al comportamiento hacia individuos juveniles (29-49 semanas). Las diferencias encontradas en este estudio pueden deberse a la comparación entre dos estadios de desarrollo muy separados temporalmente. Un estudio de características más similares al nuestro, en cautividad, (*Saguinus bicolor*, Price y Feistner, 2001), estudió durante las semanas 6 a 26 postparto las interacciones por la compartición de alimento. Los resultados de este estudio tampoco encontraron diferencias en el índice de rechazo a lo largo del estudio indicando, en opinión de los autores, que la compartición de alimento está principalmente gobernada por las demandas de las crías. Así en nuestro estudio, en el que la reducción en la cantidad de alimento obtenido por compartición de la madre es acompañado de una reducción de las demandas, pero no de un mayor índice de rechazo, podríamos también concluir que son las crías las que parecen estar gobernando dicha interacción con la madre. Estos resultados apoyarían la hipótesis que sostiene que las donaciones de alimento son principalmente un mecanismo que facilitaría en las crías el aprendizaje de los tipos de alimento adecuados (Brown, Aldmond y Bates, 2005; Rapaport, 1999). En este sentido, una vez producido el aprendizaje las crías serían capaces de obtener comida por sí mismas. Las crías de los primates parecen mostrar motivación para forrajear independientemente y la presencia de alimento abundante parece facilitar esta motivación (Barrett y Henzi, 2000; Hauser, 1994). La independencia nutricional de las crías comenzaría en el momento en el que pudieran obtener más eficientemente la comida por sí mismas que solicitándola a sus padres

(aves, Davies, 1976; Heinsohn, 1991; Smiseth y Moore 2004; mamíferos, Madden y cols., 2009).

Las diferentes formas de cuidado parental podrían tener consecuencias energéticas en los progenitores que se manifestasen a corto plazo en su masa corporal o alimentación. Cuando exploramos la masa corporal de las madres durante el período postparto no encontramos diferencias, las madres no muestran cambios en su masa corporal en el período postparto. Altmann (1980) planteó que la crianza, principalmente la lactancia, debería conllevar costos a corto plazo para las madres que se reflejarán en pérdidas de masa corporal. Sin embargo los distintos trabajos que han estudiado las variaciones en la masa corporal de las madres durante el período postparto no siempre han encontrado resultados concluyentes en esta dirección (*Homo sapiens*, Butte y Hopkinson, 1998; *Leontopithecus rosalia*, Dietz, Baker y Miglioretti, 1994; *Pan troglodytes*, Pusey y cols., 2005). En lo que respecta a los primates calitricidos, Nievergelt y Martin (1999), en cautividad, describen pérdidas de masa corporal en las madres de marmosete común durante el período de lactancia, las madres mostraban pérdidas de masa corporal de aproximadamente un 8% respecto del peso postparto. Sin embargo Sánchez (1997) exploró las masas corporales de las madres de TCB durante las primeras 9 semanas postparto, respecto del peso del día del parto, sin encontrar variaciones. Dietz y colaboradores (1994) estudiaron el peso de las madres en *Leontopithecus rosalia*, en libertad, sin encontrar tampoco pérdidas de masa corporal durante. La disparidad de resultados encontrada en estos estudios podría deberse a las distintas estrategias que pueden emplear las madres para minimizar su gasto durante el período postparto el período de lactancia. Así, algunos estudios han considerado que las madres podrían modificar sus patrones de movimiento o actividad, de alimentación o

incluso reducir su gasto de mantenimiento (tasa metabólica basal) durante el período de lactancia (Dufour y Sauther, 2002; Miller y cols., 2006).

En relación a la alimentación nuestros resultados señalan que si bien las madres comen menos mientras transportan que cuando no lo hacen (figura 3.18), la presencia de crías no parece tener una repercusión sobre el total de la alimentación de las madres a lo largo del período de estudio. Así encontrábamos una reducción de aproximadamente un 30 % en el tiempo que las madres pasan comiendo cuando transportan a las crías frente a cuando no lo hacen. Sin embargo el tiempo de alimentación no presenta diferencias durante los meses postparto. Otros estudios en calitricidos que han explorado la alimentación de las madres en el período postparto concluyen, incluso, que durante el período de lactancia las madres incrementan su ingesta energética. Las hembras de calitricidos pueden llegar a duplicar su ingesta energética durante el período postparto (Kirkwood y Underwood, 1984; Nievergelt y Martin, 1999; Morcillo y cols., 2008). Kirkwood y Underwood (1984) estudiaron en las parejas de tití de cabeza blanca la ingesta de alimento durante el período postparto encontrando también que la ingesta se duplicaba. Sin embargo este estudio no midió la ingesta individual, si no la ingesta por pareja, atribuyendo el incremento encontrado a un aumento de la ingesta de las madres por la alta demanda energética impuesta por la lactancia. Más recientemente Morcillo y colaboradores (2008) estudiaron en el tití de cabeza blanca también la ingesta individual de las madres durante las primeras 10 semanas postparto encontrando que las madres incrementaban su ingesta aproximadamente entre un 30 % y un 60 %. Por otro lado, en *Leontopithecus*, en este caso en libertad, Miller y colaboradores (2006) encontraron incluso una reducción de la ingesta de las madres durante el período de lactancia. Según los autores las madres estarían siguiendo una estrategia más basada en la conservación

de energía realizando menos actividades, que en el aumento de la ingesta. Nuestro estudio como decíamos no muestra variación en el tiempo que las madres pasan comiendo, si bien, las estrategias energéticas de las madres de calitrícidos durante el período postparto parece presentar una alta flexibilidad (Miller y cols., 2006).

Planteábamos que el conflicto entre las crías y sus progenitores debía hacerse especialmente relevante en aquellos contextos en los que el cuidado de la camada supusiera una interferencia para otras actividades importantes de sus cuidadores (Altmann, 1980), pronosticando un mayor conflicto conductual durante las sesiones de alimentación. En varias especies de primates se ha descrito como la presencia de crías puede modificar el tiempo que sus madres dedican a la alimentación y al forrajeo, al descanso o a las actividades sociales (Altmann, 1980; Dunbar y Dunbar, 1988; Dunbar y cols., 2002). En palabras de Altmann (1980), sería la acomodación del cuidado de la cría a los presupuestos de tiempo de la madre lo que produciría el conflicto conductual, en el que la cría aprendería los momentos adecuados en los que obtener inversión. Barrett y colaboradores (1995) estudiaron la frecuencia relativa con la que las madres de *Theropithecus gelada* rechazaban a sus crías en función del contexto en el que se encontraban, forrajeo, social, reposo o locomoción. Los resultados de este estudio muestran que las madres rechazaban más a sus crías mientras forrajeaban que cuando estaban descansando o socializando, lo que conducía a una reducción rápida del contacto entre la madre y la cría en estas situaciones. Sin embargo nuestros resultados parecen señalar que el contexto de alimentación no tiene ningún efecto sobre las interacciones de las díadas madre-cría. En relación a la lactancia no hemos encontrado efecto del contexto ni en el tiempo total ni en los rechazos o demandas, ni finalmente en el índice de rechazo. Por otro lado, las interacciones por el transporte, que es una

actividad que sí parece tener un efecto directo sobre el tiempo de alimentación de los individuos, tampoco parecen afectarse por el contexto de alimentación. Las madres no muestran diferencias en el transporte de las crías en sesiones de alimentación y de no alimentación, ni tampoco en los rechazos a sus crías o en las demandas que reciben de éstas. Finalmente no muestran un mayor índice de rechazo durante las sesiones de alimentación y su responsabilidad en el transporte es prácticamente cero, indicando el mismo nivel de responsabilidad por parte de las madres y las crías en el mantenimiento del transporte en ambos contextos. Los estudios parecen destacar que siempre que es posible las madres de los calitrícidos reducen su contribución al transporte al mínimo (Fite y cols., 2005b). En este sentido, la ausencia de diferencias en el transporte entre ambos contextos podría explicarse si las madres están reduciendo su implicación en el cuidado de la camada al mínimo imprescindible en cualquier situación. Quizá en el sistema de crianza cooperativa de los calitrícidos, donde el transporte de la cría puede repartirse entre varios individuos, el efecto del contexto de alimentación sea menos importante para la madre que en otras especies con cuidado exclusivamente maternal, al tener suficiente acceso al alimento por su baja implicación en el transporte.

Los padres de tití de cabeza blanca participan en el cuidado de sus crías desde el día del parto transportándolas y compartiendo alimento con ellas (Snowdon, 1996; Snowdon y Ziegler, 2007; Tardif, 1997). Estos cuidados se han considerado costosos y se han relacionado con pérdidas de peso (Achenbach y Snowdon, 2002; Sánchez y cols., 1999; Tardif, 1997). Además en algunas especies de calitrícidos se ha encontrado que los padres aumentan de peso durante los tres últimos meses de la preñez de la hembra reproductora, lo que se ha interpretado como una preparación para los costos del transporte de la siguiente crianza (Ziegler y cols., 2006; Sánchez y cols., 2008a y b). Por

esta razón esperábamos encontrar aquí algún tipo de conflicto entre los padres y las crías ya que a partir de un determinado momento los padres estarían interesados en que éstas se independizaran. Nuestros resultados, sin embargo, no muestran en el tití de cabeza blanca la existencia de conflicto conductual paterno-filial por el transporte durante los cuatro primeros meses del desarrollo de las crías. Los padres participan en el transporte de las crías ya desde el primer mes asumiendo más del 50 % del transporte de las crías. Posteriormente su participación en el transporte muestra una reducción que no es significativa hasta el 4º mes (figura 3.20). Sin embargo, durante esta reducción no observamos ni un incremento de los rechazos del padre, ni de las demandas de la cría (figura 3.21). Aunque los padres muestran rechazos de las crías desde el primer mes este comportamiento no muestra cambios a lo largo del desarrollo. El índice de rechazo de las crías presenta una baja frecuencia inferior al 25 % y no se incrementa durante los tres primeros meses del estudio lo que estaría indicando que los padres se muestran accesibles a las peticiones de transporte de sus crías (figura 3.22). Por otro lado, el índice de Hinde de responsabilidad del transporte muestra que no sería hasta el cuarto mes cuando las crías empezarían a ser responsables de ser transportadas por sus padres (figura 3.23) y estos cambios parecen producirse sin que medie un conflicto conductual entre la cría y su padre.

Jurke y Pryce (*Callimico*, 1994) muestran como los padres rechazan a las crías en frecuencias bajas y presentan un incremento de los rechazos en el segundo mes. Los autores concluyen que este aumento de los rechazos se relaciona con un conflicto padre-cría por el transporte y con el inicio de la independencia locomotora de las crías. Sin embargo este estudio, como decíamos antes, sólo se prolonga hasta las seis semanas postparto, cuando todavía las propias crías del estudio eran transportadas un 80 % del

tiempo. Es complicado integrar los cambios conductuales observados, en el período temprano de completa dependencia, en el marco más amplio del proceso de inversión en el transporte, que en este primate dura al menos hasta la semana 12 (Heltne, Turner y Wolhandler., 1973; Schradin y Anzenberger, 2001b). En otro estudio, Tardif, Rither y Carson (1984) también relacionan el conflicto conductual con el inicio de la independencia locomotora por parte de las crías. Estos autores estudiaron las relaciones entre cooperantes y crías, en el tití de cabeza blanca y en el marmosete común, encontrando que aunque en ambas especies aumentaban sus rechazos durante el 2º mes, los marmosetes rechazan a sus crías con tasas mayores que los tamarinos, lo que se relacionaría con una independencia locomotora más temprana. Este estudio, sin embargo, no diferenciaba entre el comportamiento de los distintos cuidadores (madre, padres o cooperantes), por lo que se hace difícil establecer una comparación con nuestro estudio. Además, las diferencias inter-específicas en los costos en la crianza podrían explicar algunas de las variaciones observadas en el desarrollo de las crías en el tití de cabeza blanca y el marmosete común. En otro estudio con marmosete común, Ingram (1977) encuentra que el índice de rechazo de los padres no muestra un aumento hasta la semana 10 al final del período de transporte. Además durante todo el período los padres son más receptivos a las demandas de sus crías especialmente cuando éstas se muestran asustadas y ansiosas. Aunque en nuestro estudio hemos definido la existencia de un conflicto conductual por la reducción del cuidado asociada a un aumento de las demandas y los rechazos, la consideración de lo que se describe como conflicto es heterogénea en la literatura, lo que hace en muchas ocasiones que la lectura diferencial de los mismos datos pueda tener distintas interpretaciones (ver Maestripieri, 2002). En nuestro estudio en el mes 4º, aunque las diferencias no son significativas, el índice de rechazo muestra su valor máximo y la responsabilidad del transporte es exclusivamente

de las crías. Así en el momento en el que finaliza la inversión en el transporte, la interacción padre-cría parece mostrar cambios cualitativos en el 4º mes, en cuanto a los papeles que juegan respectivamente padres y crías en su mantenimiento. En este sentido la transición en la inversión al siguiente evento reproductivo en los padres de calitricidos se produce cuando las crías ya han alcanzado un elevado grado de independencia, lo que podría explicar la ausencia de conflicto. Teniendo en consideración que las hembras se quedan preñadas en la primera ovulación postparto, no sería hasta los cuatro meses de edad de las crías nacidas, que los padres comiencen a invertir en un nuevo evento reproductivo aumentando de peso. Así, el no solapamiento de la inversión entre eventos reproductivos sucesivos evitaría una reducción de la inversión temprana y por tanto la aparición de un conflicto conductual.

En relación al compartimento de alimento entre los padres y las crías encontramos que el número de comparticiones de alimento no muestra diferencias entre los meses (figura 3.24), ni tampoco las demandas de la cría, aunque sí se reduce el número de rechazos a compartir alimento en los meses finales del estudio (4º y 5º), sin alcanzar el nivel de significación ($p=0,06$) (figura 3.25). Además el índice de rechazo se mantiene constante, por lo que la frecuencia de rechazo parece ser función sólo de la tasa de demanda y no de la edad de la cría (figura 3.26). De nuevo estos resultados no apoyan la existencia de un conflicto paterno-filial por la compartición de alimento. Los estudios en calitricidos parecen concluir que los padres y cooperantes macho reciben más demandas y transfieren más alimento que las madres (Cleveland y Snowdon, 1984; Kostan y Snowdon, 2002; Price y Feistner, 2001). Además en el estudio de Saito, Izumi y Nakamura (2008) en el marmosete común, se observa que los padres también transfieren más comida a los animales de mayor edad que las madres. La compartición

de alimento es un tipo de cuidado que muestra su máxima expresión en momentos tardíos del desarrollo (finales del 3^{er} mes, Feistner y Chamove, 1986; Joyce y Snowdon, 2007) y que puede producirse también hasta la etapa juvenil (Saito, Izumi y Nakamura, 2008). Algunos estudios señalan que en el 5° mes las crías pueden aún recibir un 30 % de su alimentación mediante transferencias (Roush y Snowdon, 2001). Quizá la reducción de la compartición de alimento de los padres y el conflicto resultante pueda tener lugar en etapas posteriores que las consideradas en este estudio.

En relación a los costos de los padres, el transporte de las crías ha sido la principal actividad estudiada en relación a los costos directos, encontrándose relacionada con pérdidas de masa corporal (Sánchez y cols., 1999). En nuestro estudio hemos encontrado que los cambios de masa corporal muestran diferencias significativas entre el segundo y el quinto mes. En el segundo mes las crías pesan un $5 \% \pm 6 \%$ respecto del mes parto, sin embargo las pérdidas mostraron una gran variabilidad entre los individuos, con valores máximos de pérdidas de 70 g (un 12% del peso parto), mientras que otros no perdieron masa corporal. A partir del tercer mes los padres comienzan a mostrar una recuperación de su masa corporal alcanzando una masa similar a la parto en el quinto mes. Distintos estudios han encontrado pérdidas de masa corporal en los padres de TCB durante el período de crianza (Achenbach y Snowdon, 2002; Morcillo, 2008; Sánchez y cols., 1999, 2005). En el caso del estudio de Sánchez y colaboradores (1999) las pérdidas de peso parecen relacionarse positivamente con la participación de los individuos en el transporte de las crías. En el caso del estudio de Achenbach y Snowdon (2002) los individuos de grupos de menor tamaño muestran mayores pérdidas de masa corporal que los de los grupos de mayor tamaño, lo que se relacionó con una mayor asunción de los costos de la crianza debido a

la falta de cooperantes con quien repartirlos. Morcillo (2008) encuentra que las pérdidas de masa corporal en el TCB parecen verse afectadas por el nivel de actividad y la ingesta energética de los individuos, donde las distintas estrategias energéticas utilizadas en el período de crianza jugarían un papel importante en la determinación de los costos asumidos. Dada la pequeña muestra de nuestro estudio y la heterogeneidad de los tamaños de grupo y camada no es extraño encontrar mucha dispersión en las variaciones en la masa corporal de los individuos. Sin embargo la disminución media de la masa corporal durante el 2º mes sí parece reflejar que los padres están asumiendo costos a corto plazo por la crianza. Como se mostró anteriormente, es en los meses 3 y 4 cuando aparecen los principales cambios en el respectivo papel que padres y crías juegan en el mantenimiento del transporte y es en estos meses también cuando comienza a producirse una recuperación del peso de los padres. Este intercambio de los papeles entre los progenitores y las crías podría estarse reflejando en la reducción de los costos que se hace efectiva ya en el 5º mes. La figura 3.27 muestra que los padres han recuperado su masa corporal ya en el 5º mes, lo que les permitiría estar en una buena condición física para afrontar una nueva inversión en la crianza. Esta recuperación de la masa corporal sería especialmente importante en los padres de concepción temprana, que en el 5º mes postparto se encontrarían en el mes 4º de gestación, es decir, a dos meses del nuevo evento reproductivo. Quizá las repercusiones a largo plazo de los costos, que los padres de tití de cabeza blanca asumen durante el período de crianza a corto plazo, sobre su masa corporal, deberían ser evaluadas en el contexto más amplio de sus sucesivos esfuerzos de crianza.

Por otro lado el transporte de las crías supone un hándicap para la alimentación de los padres (figura 3.29), ya que mientras se encuentran transportando los individuos

pasan menos tiempo comiendo, algo que por otro lado también veíamos en el caso de las madres. Además, aunque no hemos encontrado una relación directa entre el tiempo de transporte y la alimentación, los padres pasan menos tiempo comiendo durante el primer mes postparto, momento en el que el transporte es máximo, que en los meses posteriores, cuando el transporte se ha reducido. En el primer mes postparto los padres pasan comiendo aproximadamente la mitad del tiempo que pasan comiendo en los meses 3, 4 y 5 postparto (figura 3.28). Anteriores estudios en primates calitrícidos habían reportado esta disminución de la alimentación (Price, 1992a; Sánchez y cols., 1999) y el forrajeo durante el transporte de las crías (Caperos y cols., 2008; Digby y Barretto, 1996), sin embargo no todos los estudios han comprobado si el efecto en la alimentación durante los episodios de transporte de las crías, afectan al total de alimentación en el período. Huck y colaboradores (*Saguinus mistax*, 2004) sí encontraron que durante el período en que las crías eran transportadas los individuos forrajeaban menos que cuando las crías ya eran independientes. Similares resultados encontramos en un estudio en nuestras instalaciones en cautividad (Caperos y cols., 2008), durante los 2 primeros meses postparto los padres y cooperantes forrajeaban un 14 % menos que posteriormente, durante el mes 5º postparto, cuando las crías ya eran independientes del transporte. Recientemente Morcillo y colaboradores (*in prep.*) midieron el tiempo de alimentación de los padres y cooperantes macho adultos, en períodos con crías dependientes (primeros 2 meses postparto) y en períodos en los que las crías ya eran independientes (mes 5 postparto), sin encontrar diferencias en el tiempo de alimentación de los padres entre ambos períodos. Sin embargo se encontró que al aumentar el tamaño de grupo aumentaba el tiempo que los padres y cooperantes adultos macho pasaban alimentándose. Esto se ha interpretado en relación con el transporte de las crías que al repartirse entre más individuos permitiría incrementar su

acceso al alimento. En nuestro estudio en el que los grupos son de pequeño tamaño el efecto de la repartición del transporte entre los cooperantes sería mínimo. La importancia que la presencia de cooperantes, especialmente machos adultos, parece tener en los contextos de alimentación podría explicar el costo para la alimentación que las crías están suponiendo para los padres de nuestro estudio que se encontraban en grupos pequeños.

En relación a las medidas empleadas con el objetivo de explorar la existencia de conflicto conductual, encontramos que los padres, durante los primeros cuatro meses postparto, transportan menos a sus crías y las rechazan más en las sesiones de alimentación que en las sesiones de no alimentación (figuras 3.30, 3.31). Además muestran un índice de rechazo mayor, siendo menos accesibles a las demandas de transporte de sus crías (figura 3.32). Finalmente, mientras que en las sesiones de no alimentación los padres son los principales responsables del transporte, con valores negativos del índice de Hinde, en las sesiones de alimentación las crías tienen mayor responsabilidad, aunque con valores próximos a cero (figura 3.33). Estos resultados parecen mostrar la existencia de conflicto paterno-filial en las sesiones de alimentación en relación con el transporte.

Altmann (1980) proponía que los principales desacuerdos entre las madres y las crías, que se manifiestan como un conflicto conductual, se producirían en relación al momento en el que las crías podrían conseguir la inversión sin interferir en las actividades de sus madres. Algunos estudios han señalado que los rechazos podrían no conducir a una reducción de la inversión total, si no tan sólo a que la inversión se produjera en determinados momentos (Barrett y cols., 1995; Gomendio, 1991), por lo

que el conflicto podría ser entendible no como un desacuerdo por la cantidad de inversión si no por el momento en que esta tiene lugar. Éste podría ser el caso de los padres en nuestro estudio, donde sin encontrar un conflicto por el transporte a lo largo del desarrollo, sí encontramos la aparición de un conflicto conductual delimitado a las sesiones de alimentación. Estas sesiones son el único momento en el que los animales pueden alimentarse por lo que transportar en ese momento puede resultar especialmente costoso. Nuestros resultados indican que los padres asumen costos a corto plazo por la crianza mostrando pérdidas de masa corporal durante el segundo mes postparto. Además los padres comían menos durante el primer mes postparto que en los meses posteriores de nuestro estudio, cuando el transporte ya se ha reducido. Así, hemos encontrado que aquellos padres que más reducen su transporte en las sesiones de alimentación en relación a las de no alimentación, son los que más tiempo pasan alimentándose. Por tanto el conflicto conductual durante las sesiones de alimentación, y la reducción de transporte consiguiente, podría relacionarse con un aumento del tiempo que los padres pasan alimentándose.

Resumiendo, en nuestro estudio hemos encontrado como en el tití de cabeza blanca aparece un conflicto conductual entre las madres y sus crías en relación a la lactancia y al transporte. Mientras que el conflicto por la lactancia parece producirse al final del período de inversión (cuarto mes), el conflicto por el transporte se produce tempranamente ya desde el segundo mes postparto. La reducción en el transporte de las crías parece relacionarse con la transición a un nuevo evento reproductivo. Una reducción temprana del transporte podría verse facilitada por la presencia de cooperantes adicionales al padre que asumieran parte del transporte de las crías. Por otro lado, no hemos encontrado que las madres pierdan peso o coman menos durante el

período de crianza, ni que el contexto de alimentación afecte al conflicto materno-filial. En el caso de los padres no hemos encontrado evidencia de conflicto conductual durante el desarrollo de las crías, lo que podría relacionarse con la tardía transición en la inversión a un nuevo evento reproductivo. Sin embargo, el contexto de alimentación parece dar lugar a la aparición de un conflicto paterno-filial. Para los padres, que pierden peso durante el período de crianza, debe ser de gran importancia acceder al alimento. El sistema de crianza cooperativa de los calitricidos siempre se ha considerado en relación a los altos costos en la crianza que asumen las madres en estas especies, tanto por la crianza de gemelos como por el solapamiento de crianza y gestación (Tardif, 1997). Estas características reproductivas costosas también dan lugar al mayor potencial reproductivo dentro de los primates, pudiendo producir cuatro crías por año (Garber, 1997). Los padres asumiendo el transporte de las crías favorecen la inversión en un nuevo evento reproductivo de la madre, lo que redundaría en su propio beneficio. Así, mientras que las madres podrían estar interesadas en favorecer la independencia temprana de las crías, en relación a la inversión en un nuevo evento reproductivo, los padres por su parte podrían ser más accesibles a las crías, no mostrando un conflicto conductual, y sin embargo asumiendo costos a corto plazo en relación a su cuidado. La presencia de cooperantes podría decantar la resolución del conflicto dando lugar a un reparto del cuidado y favoreciendo una nueva preñez de la madre en la ovulación postparto.

Conclusiones

1. Nuestros resultados apoyan la existencia de un conflicto conductual materno-filial temprano (mes 2) en relación al transporte de las crías y tardío en relación a la lactancia (mes 4), pero no hay evidencia de conflicto en relación al compartimento de alimento.
2. Nuestros resultados apoyan la relación previamente sugerida entre la testosterona de las madres, su participación en el transporte de las crías y la transición de inversión a un nuevo evento reproductor.
3. No hemos encontrado evidencia de conflicto conductual paterno-filial a lo largo del desarrollo, ni en relación al transporte, ni a la compartición de alimento; sin embargo sí hemos encontrado conflicto paterno-filial en relación al transporte en los contextos de alimentación.
4. Mientras que en las madres no encontramos costos durante la crianza en forma de pérdidas de masa corporal o reducción de la alimentación, sí aparecen en el caso de los padres, que presentan una menor alimentación en el primer mes postparto y una menor masa corporal en el segundo.



Padre de tití de cabeza blanca transportando

REFERENCIAS

5. Referencias

- Abbott, D.H., Barrett, J. y George, L.M. (1993). Comparative aspects of the social suppression of reproduction in female marmosets and tamarins. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 152-163). Oxford: Oxford University Press.
- Abbott, D.H. y Hearn, J.P. (1978). Physical, hormonal and behavioural aspects of sexual development in the marmoset monkey, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fertil.*, 53, 155-166.
- Abbott, D.H., Hodges, J.K. y George, L.M. (1988). Social status controls LH secretion and ovulation in female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *J. Endocrinol.*, 117, 329-339.
- Achenbach G.G. y Snowdon C.T. (1998). Response to a sibling birth in juvenile cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Behav.*, 135, 845-862.
- Achenbach G.G. y Snowdon C.T. (2002). Cost of caregiving: Weight loss in captive adult male in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) following the birth of infants. *Int. J. Prim.*, 23, 179-189.
- Ahnert, L. (2005). Parenting and alloparenting: The impact on attachment in humans. En C.S. Carter, L. Ahnert, K. E. Grossmann, S. B. Hrdy, M. E. Lamb, S.W. Porges y N. Sachser (Eds.), *Attachment and Bonding: A New Synthesis* (pp. 229-44). MIT Press.
- Altmann, J. (1978). Infant independence in yellow baboons. En G.M. Burghardt y M. Bekoff (Eds.), *The development of behaviour* (pp. 253-277). Garland Press.
- Altmann, J. (1980). *Baboon Mothers and Infants*. Harvard University Press.
- Altmann, J., Altmann, S. y Hausfater, G. (1978). Primate Infant's Effects on Mother's Future Reproduction. *Science*, 201 (4360), 1028-1030.
- Altmann, J., Altmann, S.A., Hausfater, G. y McCusky, S. (1977). Life history of yellow baboons: Physical development, reproductive parameters, and infant mortality. *Primates*, 18, 315-330.

- Altmann, J. y Samuels, A. (1992). Cost of maternal care: infant-carrying in baboons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29, 391-398.
- Altmann, J., Sapolsky, R. y Licht, P. (1995). Baboon fertility and social status. *Nature*, 377, 688–689.
- Anzenberger, G., Falk, B. Mattle, F. (2007). Twins versus Singletons: Litter size and reproductive strategies in males and females of small new world monkeys. 6. *Goettingen Freilandtage: Primate behavior and human universals*.
- Babbitt, K. J. y Packard, J. M. (1990). Parent–offspring conflict relative to phase of lactation. *Anim. Behav.*, 40, 765–773.
- Baker, A.J. (1991). Infant care by parents and other individuals in wild groups of golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*). *A Primatologia no Brasil*, 3, 209-212.
- Baker, A.J., Bales, K. y Dietz, J.M. (2002). Mating system and group dynamics in Lion Tamarins. En D.G. Kleiman, y A. B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation* (pp. 188–212). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Baker, A.J. y Dietz, J.M. (1996). Immigration in wild groups of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.*, 38, 47–56.
- Baker, A.J., Dietz, J.M. y Kleiman, D.G. (1993). Behavioral evidence for monopolization of paternity in multimale groups of golden-lion tamarins. *Anim. Behav.*, 46, 1091-1103.
- Baker, A.J. y Woods. F. (1992). Reproduction of the emperor tamarin (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparison to the cotton-top and golden lion tamarins. *Am. J. Primatol.*, 26, 1-10.
- Bales, K., Dietz, J.M., Baker, A., Miller, K. y Tardif, S.D. (2000). Effects of Allocaregivers on Fitness of Infants and Parents in Callitrichid Primates. *Folia Primatol.*, 71(1/2), 27-38.
- Bales, K., French, J.A. y Dietz, J.M. (2002). Explaining variation in maternal care in a cooperatively breeding mammal. *Anim. Behav.*, 63, 453-461.
- Bardi, M., French, J.A., Ramirez, S.M. y Brent, L. (2004). The role of the endocrine system in baboon maternal behaviour. *Biol. Psychiatry*, 55, 724–732.

- Barrett J, Abbott, D.H. y George, L.M. (1990). Extension of reproductive suppression by pheromonal cues in subordinate female marmoset monkeys, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fertil.*, 90(2), 411-8.
- Barret, L., Dunbar, R.I.M. y Dunbar, P. (1995). Mother-infant contact as contingent behaviour in gelada baboons. *Anim. Behav.*, 49(3), 805-810.
- Barrett, L., Halliday, J. y Henzi, P. (2006). The ecology of motherhood: the structuring of lactation costs by chacma baboons. *J. Anim. Ecology*, 75, 875-886.
- Barrett, L. y Henzi, P. (2000). Are Baboon Infants Sir Phillip Sydney's Offspring? *Ethology*, 106, 645-658.
- Bateson, P. (1994). The dynamics of parent-offspring conflict relationships in mammals. *Trends Ecol. Evol.*, 9, 399-403.
- Batty, K., Herbert, J., Keverne, E. y Vellucci S. (1986). Differences in blood levels of androgens in female talapoin monkeys related to their social status. *Neuroendocrinology*, 33, 347-354.
- Bercovitch, F.B. (1987). Female weight and reproductive condition in a population of olive baboons (*Papio anubis*). *Am. J. Primatol.*, 12(2), 189-195.
- Berg, S.J. y Wynne-Edwards, K.E. (2001). Changes in testosterone, cortisol, and estradiol levels in men becoming fathers. *Mayo Clin. Proc.*, 76(6), 582- 592.
- Bergmüller, R., Johnstone, R.A., Russell, A.F. y Bshary, R. (2007a). Integrating cooperative breeding into theoretical concepts of cooperation. *Behv. Process*, 76(2), 61-72.
- Bergmüller, R., Johnstone R.A., Russell, A.F. y Bshary, R. (2007b). On the further integration of cooperative breeding and cooperation theory. *Behv. Process*, 76(2), 170-181.
- Berman, C.M., Rasmussen, K.L.R. y Suomi, S.J. (1993). Reproductive consequences of maternal care patterns during estrus among free-ranging rhesus monkeys. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32(6), 391-399.
- Birgersson, B. y Ekvall, K. (1994). Suckling time and fawn growth in fallow deer (*Dama dama*). *J. Zool.*, 232, 641-650.

- Blurton Jones, N.G. y Da Costa, E. (1987). A suggested adaptive value of toddler night waking: delaying the birth of the next sibling. *Etholog. Sociobiol.*, 8, 135-142.
- Boesch, C. y Boesch-Achermann, H. (2000). *The Chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural Ecology and Evolution* (pp. 316). New York: Oxford Univ Press.
- Bowlby, J. (1969). Attachment and Loss. *Attachment (1)*. New York: Basic Books.
- Bowman, J.E. y Lee, P. (1995). Growth and threshold weaning weights among captive rhesus macaques. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 96(2), 159-175.
- Box, H.O. (1977). Quantitative data on the carrying of young captive monkeys (*Callithrix jacchus*) by other members of their family groups. *Primates*, 18, 475-484.
- Brown, J.L. (1987). *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton, New Jersey: Princeton University press.
- Brown, G.R., Almond, R.E.A. y Bates, N.J. (2005). Adult–infant food transfer in common marmosets: an experimental study. *Am. J. Primatol.*, 65, 301–312.
- Brown, G.R., Almond, R.E.A. y van Bergen, Y. (2004). Begging, stealing and offering: food transfer in non-human primates. *Adv. Study Behav.*, 34, 265–295.
- Brown, K. y Mack, D.S. (1978). Food sharing among captive *Leontopithecus rosalia*. *Folia Primatol.*, 29, 268-290.
- Butte, N.F. y Hopkinson, J.M. (1998). Body Composition Changes during Lactation Are Highly Variable among Women. Symposium: Maternal Body Composition, Caloric Restriction and Exercise during Lactation. *J. Nutr.*, 128, 381–385.
- Butte, N.F., Wills, C., Jean, C.A., O'Brian Smith, E. y Garza, C. (1985). Feeding patterns of exclusively breast fed infants during the first four months of life. *Early Hum. Dev.*, 12, 291–300.
- Caine, N.G. (1993). Flexibility and cooperation as unifying themes. *Marmosets and Tamarins, systematics: Behaviour and Ecology* (pp. 201-219.). Oxford: Oxford University Press.
- Caine, N.G. y Reite, M. (1983). *Child Abuse: The Non-Human Primate Data*. New York: Liss.

- Caperos, J.M. (2007). *Reorganización de actividades tras el nacimiento de crías en grupos de tití de cabeza blanca (Saguinus oedipus): Un análisis preliminar de la distribución de los presupuestos energéticos*. Diploma de Estudios Avanzados. Madrid: Universidad Autónoma de Madrid.
- Caperos, J.M, Sánchez, S.M., Peláez, F., Fidalgo, A. y Morcillo, A. (2008). Efecto del nacimiento de las crías sobre el forrajeo de padres y cooperantes de tití de cabeza blanca *Saguinus oedipus*. En E. Barba, J.S. Monrós, E.J. Belda, y J. Andreu (Eds.), *XII Congreso Nacional y IX Iberoamericano de Etología. Ponencias y Comunicaciones* (pp. 71). Valencia: Publicaciones de la Universidad de Valencia.
- Carlson, N.R. (2007). *Fisiología de la Conducta*. Pearson-Addison Wesley.
- Carter, C.S. (1998). Neuroendocrine perspectives on social attachment and love. *Psychoneuroendocrinology*, 23(8), 779-818.
- Cleveland, J. y Snowdon, C.T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarín (*Saguinus oedipus oedipus*). *Anim. Behav.*, 32, 432-444.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). *The evolution of parental care* (pp. 352). Princeton: Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T.H. (2002). Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296 (5565), 69-72.
- Clutton-Brock, T.H. y Harvey, P.H. (1976). Evolutionary rules and primate societies. En P. Bateson, y R.A. Hinde (Eds.), *Growing Points in Ethology* (pp. 195-237). Cambridge: Cambridge University Press.
- Cockburn, A. (1998). Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 29, 141-177.
- Counsilman, J.J., Lim, L.M. y Martin, P. (1985). The definition of weaning. Reply. *Anim. Behav.*, 33(3), 1023-1026.
- Creel, S.R. y Creel, N.M. (1991). Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28(4), 263-270.
- Davies, N.B. (1976). Parental care and the transition to independent feeding in the young spotted flycatcher (*Muscicapa striata*). *Behav.*, 59(3/4), 280-295.

- Dawson, G. A. (1978). Composition and stability of social groups of the tamarind (*Saguinus oedipus Geoffroyi*) in Panama: Ecological and behavioral implications. En D.G. Kleiman (Ed.), *The Biology and Conservation of the Callitrichidae* (pp. 23-37). Washington, D.C: Smithsonian Institution Press.
- De la Torre, S., Campos, F. y de Vries, T. (1995). Home range and birth seasonality of *Saguinus nigricollis graellsii* in Ecuadorian Amazonia. *Am. J. Primatol.*, 37, 39-56.
- De Vleeschouwer, K., Van Elsacker, L. y Leus, K. (2001). Multiple breeding females in captive groups of golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*): Causes and consequences. *Folia Primatol.*, 72, 1-10.
- Dietz, J.M. y Baker, A.J. (1993). Polygyny and female reproductive success in golden lions tamarins *Leontopithecus rosalia*. *Anim. Behav.* 46, 1067-1078.
- Dietz, J.M., Baker, A.J. y Miglioretti D. (1994). Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.* 24. 115–132.
- Digby, L.J. (1995). Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: II. Intragroup social behaviour. *Primates*, 36, 361-375.
- Digby, L.J. y Barreto, C.E. (1996). Activity and ranging patterns in common marmosets (*Callithrix jacchus*). En N.A. Norconk, A.L. Rosenberg y P.A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 173-185). New York, London: Plenum Press.
- Digby, L.J. y Ferrari, S.F. (1994). Multiple breeding females in free-ranging groups of *Callithrix jacchus*. *Int. J. Prim.* 15, 389-397.
- Digby, L.J., Ferrari, S.F. y Saltzmann, W. (2007). Callitrichines: the role of competition in cooperatively breeding species. En C. Campbell, A. Fuentes, K.C. Mackinnon, M. Panger y S.K. Bader (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 85-106). Oxford: Oxford University Press.
- Dixon, A.F. y Lunn, S.F. (1987). Post-partum changes in hormones and sexual behaviour in captive groups of marmosets (*Callithrix jacchus*). *Physiol. Behav.*, 41(3), 577-583.

- Dufour, D.L. y Sauther, M.L. (2002). Comparative and Evolutionary Dimensions of the Energetics of Human Pregnancy and Lactation. *Am. J. Hum. Biol.*, 14, 584-602.
- Dunbar, R.I.M. y Dunbar, R. (1988). Maternal time budgets in gelada baboons. *Anim. Behav.*, 36, 970-980.
- Dunbar, R.I.M., Hannah-Stewart, L. y Dunbar, P. (2002). Forage quality and the costs of lactation for female gelada baboons. *Anim. Behav.*, 64, 801-805.
- Emlen, S.T. (1991). Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. En J.R. Krebs y N.B. Davies (Eds), *Behav. Ecol.*, (pp. 301-337). London: Blackwell Scientific Publ.
- Eppler, G. (1975). The behavior of marmoset monkeys (Callithricidae). En L. Rosenblum (Eds.). *Primate behavior* (vol. 4, pp. 195-239). New York: Academic Press.
- Eppler, G., Belcher, A.M., Küderling, I., Zeller, U., Scolnick, L., Greenfield, K.L. y Smith III, A.B. (1993). Making sense out of scents: species differences in scent glands, scent-marking behaviour, and scent mark composition in the Callitrichidae. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology* (pp. 123-151). New York: Oxford University Press.
- Eppler, G. y Katz, Y. (1984). Social influences on estrogen excretion and ovarian cyclicity in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Amer. J. Primatol.*, 6, 215-227.
- Eppler, G. y Smith, III A.B. (1985). The primates II: a case study of the saddle-back tamarin, *Saguinus fuscicollis*. En R.E. Brown y D.W. Macdonald (Eds.), *Social Odours in Mammals* (vol. 2, pp. 739-769). Oxford: Clarendon press.
- Evans, C. (2003). *Vomerolnasal Chemoreception in Vertebrates: a Study of the Second Nose* (pp. 9). London: Imperial College press.
- Evans, S. y Hodges, J.K. (1984). Reproductive status of adult daughters in family groups of common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*). *Folia Primatol.*, 42, 127-133.
- Fairbanks, L.A. (1988). Mother-infant behavior in vervet monkeys. Response to failure of last pregnancy. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23, 157-165.

- Fairbanks, L.A. (1996). Individual Differences in Maternal Style: Causes and consequences for Mothers and Offspring. En P.J. Slater, J.S. Rosenblat, C.T. Snowdon, y M. Milinski (Eds.), *The Study of Behavior. Vol. 25: Parental Care: Evolution, Mechanisms, and Adaptive Significance* (pp. 579-606).
- Fairbanks, L.A. y McGuire, M.T. (1995). Maternal condition and the quality of maternal care in vervet monkeys. *Behav.*, 132, 9-10.
- Faulkes, C.G., Arruda, M.F. y Monteiro da Cruz, M.A.O. (2003). Matrilineal genetic structure within and among populations of the cooperatively breeding common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Mol. Ecol.*, 12, 1101-1108.
- Fedigan, L.M. (1982). *Primates Paradigms. Sex Roles and Social Bonds* (pp. 380). Montreal: Eden Press.
- Feistner, A.T.C. y Chamove, A.S. (1986). High motivation toward food increases food-sharing in cotton-top tamarins. *Developmental Psychobiology*, 19(5), 439-452.
- Feistner, A.T.C y Price, C.P. (1990). Food-Sharing in Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatol.*, 54 (1/2), 34-45.
- Feistner, A.T.C y Price, C.P. (1991). Food offering in New World primates: Two species added. *Folia Primatol.*, 57 (3), 165-168.
- Ferrari, S.F. (1993). Ecological differentiation in the Callitrichidae. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 314-328). Oxford: Oxford University Press.
- Ferrari, S.F. y Digby, L.J. (1996). Wild *Callithrix* groups: Stable extended families? *Am J Primatol.*, 38, 19-28.
- Fidalgo, A.M. (2004). *Factores sociales que afectan a la supresión reproductora de las hembras en el tití de cabeza blanca (Saguinus oedipus oedipus)*. Tesis doctoral. Universidad autónoma de Madrid.
- Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Fite, J.E., French, J.A., Patera, K.J., Hopkins, E.C., Rukstalis, M.B. y Ross, C.N. (2005a). Elevated urinary testosterone excretion and decreased maternal caregiving

effort in marmosets when conception occurs during the period of infant dependence. *Horm. Behav.*, 47, 39-48.

- Fite, J.E., Patera, K.J., French, J.A., Rukstalis, M.B., Hopkins, E.C. y Ross, C.N. (2005b). Opportunistic mothers: female marmosets (*Callithrix kuhlii*) reduce their investment in offspring when they have to, and when they can. *J. Human. Evol.*, 49, 122-142.
- Fleming, A.S. (2002). Testosterone and prolactin are associated with emotional responses to infant cries in new fathers. *Horm. Behav.*, 42, 399– 413.
- Ford, S.M. (1980). Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the *Callitrichidae* in *Platyrrhini*. *Primates*, 21, 31-43.
- French, J.A. (1997). Proximate regulation of singular breeding in callitrichid primates. En N.G. Solomon y J.A. French (Eds), *Cooperative Breeding in Mammals* (pp. 55-75). Cambridge: Cambridge University Press.
- French, J.A., Abbott, D.H. y Snowdon, C.T. (1984). The effect of social environment on estrogen excretion, scent marking, and sociosexual behavior in tamarins (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 6, 155-167.
- French, J.A., Bales, K.L., Baker, A.J. y Dietz, J.M. (2003). Endocrine monitoring of wild dominant and subordinate female *Leontopithecus rosalia*. *Int. J. Primatol.*, 24, 1281-1300.
- French, J.A., Brewer, K.J., Schaffner, C.M., Schalley, J., Hightower-Merritt, D., Smith, T.E. y Bell, S.M. (1996). Urinary steroid and gonadotropin excretion across the reproductive cycle in female Wied's black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Am. J. Primatol.* 40(3), 231– 246.
- French, J.A., de Vleeschower, K., Bales, K. y Heistermann, M. (2002). Lion tamarin reproductive biology. En D.G. Kleiman y A.B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation* (pp. 133–156). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- French, J.A., Inglet, B.J. y Dethlefs, T.M. (1989). The reproductive status of nonbreeding group members in captive groups of golden lion tamarin social groups. *Am. J. Primatol.*, 18(2), 73-86.

- Galef Jr, G.B. (1981). The ecology of weaning: parasitism and the achievement of independence by altricial mammals. En D.J. Gubernick y P.H. Klopfer (Eds.), *Parental Care in Mammals*. New York: Plenum Press.
- Garber, P.A. (1993). Feeding ecology and behaviour of the genus *Saguinus*. En *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 273-295). Oxford University press.
- Garber, P.A. (1997). One for all and breeding for one cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evol. Anthropol.*, 3, 187-199.
- Garber, P.A., Moya, L. y Malaga, C. (1984). A preliminary field study of the moustached tamarin monkey (*Saguinus mystax*) in Northeastern Peru: Questions concerned with the evolution of a communal breeding system. *Folia Primatol.*, 42, 17-32.
- Garber, P.A., Rosenberger, A.L. y Norconk, M.A. (1996). Marmosets misconceptions. En M.A. Norconk, A.L. Rosenberger y P.A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. New York: Plenum Press.
- Garcia, C., Lee, P.C. y Rosetta, L. (2009). Growth in Colony Living Anubis Baboon Infants and Its Relationship With Maternal Activity Budgets and Reproductive Status. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 138, 123-135.
- Gengozian, N., Batson, J.S. y Eide, P. (1964). Hematologic and cytogenetic evidence for hematopoietic chimerism in the marmoset, *Tamarinus nigricollis*. *Cytogenetics*, 3, 384-393.
- Ginther, A.J., Carlson, A.A., Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. (2002). Neonatal and puberal development in males of a cooperatively breeding primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Biol. Reprod.*, 66, 282-290.
- Ginther, A.J., Snowdon, C.T. (2004). The oedipal conflict in *Saguinus oedipus* (the cotton top tamarin). *Am. J. Primatol.*, 62 (1), 113.
- Ginther A.J., Ziegler T.E., Snowdon C.T. (2001). Reproductive biology of captive male cotton top tamarin monkeys as a function of social environment. *Anim. Behav.*, 61, 65-78.
- Godfrey, L.R., Samonds, K.E., Jungers, W.L. y Sutherland, M.R. (2001). Teeth, Brains, and Primate Life Histories. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 114, 192-214.

- Goldizen, A.W. (1987a). *Dynamics and causes of facultative polyandry in saddle-back tamarins (Saguinus fuscicollis)*. Tesis doctoral. University of Michigan.
- Goldizen, A.W. (1987b). Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20, 99-109.
- Goldizen, A.W. (1988). Tamarin and marmoset mating systems: Unusual flexibility. *Trends. Ecol. Evol.*, 35, 36-40.
- Goldizen, A.W. (2003). Social monogamy and its variations in callitrichids: do these relate to the costs of infant care? En U. H. Reichard y C. Boesch (Eds.), *Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans, and Other Mammals* (pp. 232–247). Cambridge: Cambridge University Press.
- Goldizen, A.W., Medelson, J., van Vlaardingen, M. y Terborgh, J. (1996). Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a thirteen-year study of a marked population. *Am. J. Primatol.*, 38, 57-84
- Goldizen A.W. y Terborgh J. (1989). Demography and dispersal patterns of a tamarin population: Possible causes of delayed breeding. *Am. Nat.*, 134, 208-224.
- Gomendio, M. (1989). Differences in fertility and suckling patterns between primiparous and multiparous rhesus mothers (*Macaca mulatta*). *J. Reprod. Fertil.*, 87, 529-542.
- Gomendio, M. (1991). Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques. *Anim. Behav.*, 42(6), 993-1005.
- Goodall, J. (1986). *The Chimpanzee of Gombe: Patterns of Behavior* (pp. 673). Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould, L., Sussman, R.W. y Sauther, M.L. (2003). Demographic and life-history patterns in a population of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) at Beza Mahafaly Reserve, Madagascar: A 15-year perspective. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 120, 182-194.
- Green, W.C.H. (1990). Reproductive effort and associated costs in bison (*Bison bison*): do older mothers try harder?. *Behav. Ecol.*, 1, 148-160.
- Grimm, J y Grimm, W. (1812). Hänsel und Gretel. *Kinder- und Hausmärchen*.

- Groves, C.P. (2001). *Primate Taxonomy*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Haig, D. (1999). What is a Marmoset? *Am. J. Primatol.*, 49(4), 285-289.
- Hamer, K.C. Quillfeldt, P. Masello J.F. y Fletcher, K.L. (2006). Sex differences in provisioning rules: responses of Manx shearwaters to supplementary chick feeding. *Behav. Ecol.* 17, 132–137.
- Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I, II. *J. Theor. Biol.*, 7, 1-52.
- Hampton, S.H. (1973). Germ cell chimerism in male marmosets. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 38(2), 265-268.
- Hartwig, W.C. (1996). Perinatal life history traits in New World monkeys. *Am. J. Primatol.*, 40, 99-130.
- Harvey, P.H. y Clutton-Brock, T.H. (1981). Primate home-range size and metabolic needs. *Behav. Ecol. Sociol.*, 8, 151-155.
- Harvey, P.H. y Clutton-Brock, T.H. (1985). Life history variation in primates. *Evolution*, 39, 559–581.
- Hauser, M.D. (1994). The transition to foraging independence in freeranging vervet monkeys. En B.G. Galef Jr, M. Mainardi y P. Valsecchi (Eds.), *Behavioural Aspects of Feeding* (pp 165–202). Academic, Switzerland.
- Hauser, M.D. y Fairbanks, L.A. (1988). Mother-offspring conflict in vervet monkeys: variation in response to ecological conditions. *Anim. Behav.*, 36, 802-813.
- Heinsohn, R.G. (1991). Slow Learning of Foraging Skills and Extended Parental Care in Cooperatively Breeding White-Winged Choughs. *Am. Natur.*, 137(6), 864-881.
- Heinsohn, R.G y Legge, S. (1999). The cost of helping. *Trends Ecol. Evol.*, 14, 53-57.
- Heistermann, M. (1990). *Dominanz, fertilitat und verhalten: eine ethoendokrinologische studie zur bedeutung des gruppeninternen sozialumfelds im rahmen der fortpflanzungsregulation bei weiblichen lisztaffen (Saguinus oedipus)*. Tesis doctoral. Universidad de Bielefeld.

- Heistermann, M. y Hodges, J.K. (1995). Endocrine monitoring of the ovarian cycle and pregnancy in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) by measurement of steroid conjugates in urine. *Am. J. Primatol.*, 35, 117-127.
- Heistermann, M., Kleis, E., Prove, E. y Wolters, H. (1989). Fertility status, dominance and scent-marking behaviour of family-housed female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in the absence of their mothers. *Am. J. Primatol.*, 18, 177-189.
- Heltne, P.G., Turner, D.C. y Wolhandler, J. (1973). Maternal and paternal periods in the development of infant *Callimico goeldii*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 38(2), 555–560.
- Hernández-Camacho, J. y Cooper, R.W. (1976). The nonhuman primates of Colombia. En R.W. Thorington Jr y P.G. Heltre (Eds.), *Neotropical Primates. Field Studies and Conservation* (pp. 35-69). Washington DC: National Academy of sciences.
- Herrera, E.R.T., Knogge, C. y Heymann, E.W. (2000). Infanticide in a Group of Wild Saddle-Back Tamarins, *Saguinus fuscicollis*. *Am. J. Primatol.*, 50, 153-157.
- Hershkovitz, P. (1977). *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*. Chicago: The University of Chicago press.
- Heymann, E.W. (1990). Reactions of wild tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, to avian predators. *Int. J. Primatol.*, 11, 327-337.
- Heymann, E.W. (2000). The number of adult males in callitrichine groups and its implications for callitrichine social evolution. En P.M. Kappeler (Ed.), *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition* (pp. 64-71). Cambridge: Cambridge University Press.
- Heymann, E.W. y Soini, P. (1999). Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and number of adult males. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 46, 400-404.
- Higgins, L.V., Costa, D.P., Huntley, A.C. y Le Boeuf, B.J. (1988). Behavioral and physiological measurements of maternal investment in the stellar sea lion, *Eumetopias jubatus*. *Mar. Mam. Sci.*, 4, 44–58.

- Hinde, R.A. (1969). Analyzing the Roles of the Partners in a Behavioral Interaction? Mother-Infant Relations in Rhesus Macaques. *Ann. NY Acad. Sci.*, 159(3), 651-667.
- Hinde, R.A. (1974). *Biological Bases of Human Social Behavior* (pp. 462). New York: McGraw-Hill.
- Hinde, R.A. (1983). Primate social relationships: An integrated approach
- Hinde, R. A. y Atkinson, S. (1970). Assessing the roles of social partners in maintaining mutual proximity, as exemplified by mother-infant relations in rhesus monkeys. *Anim. Behav.*, 18(1), 169-176.
- Hinde, R.A. y Spencer-Booth, Y. (1967). The Behaviour of socially living rhesus monkeys in their first two and a half years. *Anim. Behav.*, 15, 169-196.
- Hofmann, M.I., Schradin, C. y Geissmann, T. (2007). Radiographic evaluation of neonatal skeletal development in *Callimico goeldii* reveals closer similarity to *Callithrix jacchus* than to *Saguinus oedipus*. *Am. J. Primatol.*, 69, 1-14.
- Hooley, J. M. y Simpson, M.J.A. (1981). A Comparison of Primiparous and Multiparous Mother-Infant Dyads in *Macaca mulatta*. *Primates*, 22(3), 379-392.
- Hrdy, S. B. (1976). The care and exploitation of nonhuman primate infants by conspecifics other than the mother. En J. Rossenblatt, R. Hinde, E. Shaw y C. Beer (Eds.), *Advances in the Study of Behavior* (vol. 6, pp. 101–158). New York: Academic Press.
- Hrdy, S.B. (2005). Cooperative breeders with an ace in the hole. In: E. Voland, A. Chasiotis and W. Schiefenhoewel, Editors, *Grandmotherhood: The Evolutionary Significance of the Second Half of Female Life*, Rutgers University Press, New Brunswick (2005), pp. 295–317
- Huck, M., Löttker, P., Böehle, U.R. y Heymann, E.W. (2005). Paternity and kinship patterns in polyandrous moustached tamarins (*Saguinus myxtax*). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 127, 449-464.
- Huck, M., Löttker, P., Heymann, E.W. (2004). The many faces of helping: possible costs and benefits of infant carrying and food transfer in wild moustached tamarins (*Saguinus mistax*). *Behav.*, 141, 915-934.

- Huck, M., Roos, C. y Heymann, E.W. (2007). Spatio-genetic population in moustached tamarins (*Saguinus myxtax*). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 132, 576-583.
- Ingram, J.C. (1977). Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Anim. Behav.*, 25, 811-827.
- Itoigawa, N., Tanaka, T., Ukai, N., Fujii, H., Kurokawa, Z., Koyama, T., Ando, A., Watanabe, Y. y Imakawa, S. (1992). Demography and reproductive parameters of a free-ranging group of Japanese Macaques (*Macaca fuscata*) at Katsuyama. *Primates*, 33(1), 49-68.
- Jarvis, J.U.M. (1981). Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science*, 212, 571 -57.
- Jeffcoate, S.L. (1983). Use of rapid hormone assays in the prediction of ovulation. In *Ovulation: Methods for its Prediction and Detection* Ed. SL Jeffcoate. John Wiley y Sons Ltd, Chichester. pp 67—82
- Jennions, M.D. y Macdonald, D.W. (1994). Cooperative breeding in mammals. *Trends Ecol. Evol.*, 9, 89–93.
- Johnson, E.O., Kamilaris, T.C., Calogero, A.E., Gold, P.W. y Chrousos, G.P. (1996a). Effects of Early Parenting on Growth and Development in a Small Primate. *Pediatric Research*, 39(6), 999-1005.
- Johnson, E.O., Kamilaris, T.C., Carter, A.E., Gold, P.W. y Chrousos, G.P. (1991b). “Environmental stress” and reproductive success in the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 25, 191–201.
- Johnson, L.D., Petto, A.J. y Sehgal, P.K. (1991a). Factors in rejection and survival of captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 25, 91-102.
- Joyce, S.M. y Snowdon, C.T. (2007). Developmental changes in food transfers in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 69, 955-965.
- Jurke, M.H. y Pryce, C.R. (1994). Parental and infant behavior during early periods of infant care in Goeldi's monkey, *Callimico goeldii*. *Anim. Behav.*, 48(5), 1095-1112.

- Kappeler, P.M., Pereira, M.E., y van Schaik, C.P. (2003). Primate life histories and socioecology. En P. M. Kappeler y M. E. Pereira (Eds.), *Primate Life Histories and Socioecology* (pp. 1–20). Chicago: University of Chicago Press.
- Kelley, D.B. (1988). Sexually dimorphic behaviors. *Annu. Rev. Neurosci.* 11, 225–251.
- Keuroghlian, A, y Passos, F.C. (2001). Prey foraging behavior, seasonality and time-budgets in black lion tamarins, *leontopithecus chrysopygus* (mikan 1823) (mammalia, callitrichidae). *Braz. J. Biol.*, 61(3), 455-459.
- Kierulff, M.C., Raboy, B.E., Oliverira, P.P., Miller, K., Passos, F.C. y Prado, F. (2002). Behavioral ecology of lion tamarins. En D.G. Kleiman y A.B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation* (pp. 157-187). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Kilner, R.M. (2002). Sex differences in canary (*Serinus canaria*) provisioning rules *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 52, 400–407.
- Kilner, R.M. y Hinde, C.A. (2008). Information warfare and parent–offspring conflict. *Adv. Study. Behav.*, 38, 283–336.
- Kirkwood, J.K. (1983). Effects of diet on health, weight and litter-size in captive cotton-top tamarins *Saguinus oedipus oedipus*. *Primates*, 24, 515-520.
- Kirkwood, J.K., Stathatos, K. (1992). Cotton-top tamarin. En J.K. Kirkwood y K. Stathatos (Eds.), *Biology, rearing and care of young primates* (pp. 49-63). Oxford: Oxford university press.
- Kirkwood, J.K. y Underwood, S.J. (1984). Energy requirements of captive cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Folia Primatol.*, 42, 180-187.
- Kleiman, D.G. (1977). Monogamy in mammals. *Quarterly review of biology*, 52, 39-69.
- Kleiman, D.G. (1978). The development of pair preferences in the lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*): Male competition of female choice? En H. Rothe, H.J. Wolters y J.P. Hearn (Eds.). *Biology and behaviour of marmosets. Proceedings of the marmoset workshop* (pp. 203-207). Göttingen, West Germany: Mercke-Druck.

- Kleiman, D.G., Hoage, R.J. y Green, K.M. (1988). The lion tamarins, genus *Leontopithecus*. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho y G.A.B. da Fonseca (Eds.), *Ecology and behaviour of neotropical primates*, (vol. 2, pp. 299-347). Washington, DC: World Wildlife Fund.
- Koenig, A. (1995). Group size, composition, and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 35(4), 311-317.
- Koenig, A. y Rothe, H. (1991). Infant carrying in a polygynous group of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 25, 185-190.
- Kokko, H., Johnstone, R.A. y Clutton-Brock, T.H. (2001). The evolution of cooperative breeding through group fragmentation. *Proc. R. Soc. Lond. (Biol.)*, 268(1463), 187-196.
- Kostan, K.M. y Snowdon, C.T. (2002). Attachment and social preferences in cooperatively reared cotton-top tamarins. *Am. J. Primatol.*, 57, 131-139.
- Kramer, P.A. (1998). The costs of human locomotion: maternal investment in child transport. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 107, 71-85.
- Krebs, J.R. y Dawkins, R. (1984). Animal signals: mind-regarding and manipulation. En J.R. Krebs y N.B. Davies (Eds.), *Behav. Ecol.* (pp. 380-402). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Laurien-Kehnen, C. y Trillmich, F. (2004). Maternal food restriction delays weaning in the guinea pig (*Cavia porcellus*). *Anim. Behav.* 68, 303-312.
- Lazaro-Perea, C. (2001). Intergroup interactions in wild groups of common marmosets, *Callithrix jacchus*: territorial defence and assessment of neighbours. *Anim. Behav.*, 62, 11-21.
- Lazaro-Perea, C., Castro, C.S.S., Harrison, R., Araujo, A., Arruda, M.F. y Snowdon, C.T. (2000). Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 48, 137-146.
- Lázaro-Perea, C., Arruda, M.F. y Snowdon, C.T. (2004). Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Anim. Behav.*, 67, 627-636.

- Lee, P.C. (1984) Early Infant Development and Maternal Care in Free-ranging Vervet Monkeys. *Primates*, 25(1), 36-47.
- Lee, P.C. (1987). Nutrition, fertility and maternal investment in primates. *J. Zoology*, 3, 409-422.
- Lee, P.C. (1996). The meanings of weaning: Growth, lactation, and life history. *Evolutionary Anthropology*, 5, 87-96.
- Lee, P.C., Majluf, P. y Gordon, I.J. (1991). Growth, weaning and maternal investment from a comparative perspective. *Journal of Zoology*, 225 (1), 99-114.
- Leong, K.M., Terrell, S.P. y Savage, A. (2004). Causes of Mortality in Captive Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). *Zoo Biology*, 23, 127-137.
- Leutenegger, W. (1973). Maternal-fetal sex ratio in primates. *Folia primatol.*, 20, 280-294.
- Leutenegger, W. (1980). Monogamy in callitrichids: a consequence of phyletic dwarfism? *Int. J. Primatol.*, 1, 95-98.
- Locke-Haydon, J. y Chalmers N.R. (1983). The development of infant-caregiver relationships in captative common marmosets. *Int. J. Primatol.*, 4, 63-81.
- Löttker, P., Huck, M., Heymann, E.W. y Heistermann, M. (2004). Endocrine correlates of reproductive status in breeding and nonbreeding wild female moustached tamarins. *Int. J. Primatol.*, 25, 919-937.
- Löttker, P., Huck, M., Zinner, D.P., Heymann, E.W. (2007). Grooming relationships between breeding females and adult group members in cooperatively breeding moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *Am. J. Primatol.*, 69(10), 1159-1172.
- Lubin, P., Maciá, M.A. y Rubio, P. (2005). *Psicología matemática II*. Universidad nacional de Educación a Distancia (eds). Madrid.
- Lycett, J.E., Henzi, S.P. y Barrett, L. (1998). Maternal investment in mountain baboons and the hypothesis of reduced care. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 42, 49-56.
- Madden, J.R., Kunc, H.J.P., English, S., Manser, M.B. y Clutton-Brock, T.H. (2009). Do meerkat (*Suricata suricatta*) pups exhibit strategic begging behaviour and so exploit adults that feed at relatively high rates? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 63(9), 1259-1268

- Maestripieri, D. (1994). Social structure, infant handling, and mothering styles in group living Old World monkeys. *Int. J. Primatol.*, 15, 531–553.
- Maestripieri, D. (2002). Parent–Offspring Conflict in Primates. *Int. J. Primatol.*, 23(4), 923-951.
- Maestripieri, D., Wallen, K. y Carroll, K.A. (1997). Genealogical and demographic influences on infant abuse and neglect in group-living sooty mangabeys (*Cercocebus atys*). *Dev Psychobiol.*, 31, 175–180.
- Martin, P. (1984). The meaning of weaning. *Animal behaviour*, 32(4), 1257-1259.
- Martin, P. (1985). Weaning: A reply to Counsilman y Lim. *Anim. Behav.*, 33(3), 1024-1026.
- Martin, P. y Bateson, P. (1991). *La Medición del Comportamiento*. Madrid: Alianza Editorial.
- Martin, R.D. (1990). *Primate Origins and Evolution. A Phylogenetic Reconstruction*. London: Chapman and Hall.
- Martin, R.D. (1992). Goeldi and the dwarfs: The evolutionary biology of the small New World monkeys. *Journal of Human Evolution*, 22, 367-393.
- Martins, B., da Silva, A. y Schiel, N. (2007). Infanticide and Cannibalism in a Free-Ranging Plurally Breeding Group of Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 69, 945–952.
- Mason, W.A. (1979). Ontogeny of social behavior. En E. Marler y J.G. Vandenberg (Eds.), *Handbook of behavioral neurobiology: Vol. 3: Social behavior and communication* (pp. 1-28). New York: Plenum Press.
- Mason, W.A. (1997). Discovering Behavior. *American Psychologist*, 52(7), 713-720.
- McGrew, W.C. (1988). Parental al division of infant caretaking varies with family composition in cotton-top tamarins. *Anim. Behav.*, 36, 285-286.
- McNab, B.K. (1963). Bioenergetics and the Determination of Home Range Size. *Am. Natur.*, 97, 133.
- McNeilly, A.S. (1997). Lactation and fertility. *J. Mammary Gland Biol. Neoplasia*, 2(3), 291-298.

- McNeilly, A.S. (2001). Lactational control of reproduction. *Reproduction, Fertility and Development*, 13(8), 583 – 590.
- McNeilly, A.S., Howie, P.W. y Glasier, A. (1988). Lactation and the return of ovulation. En P. Diggory, M. Potts y S. Teper (Eds.), *Natural Human Fertility. Social and Biological Determinants* (pp. 102-117). London: Mcmillan Press.
- Miller, K.E., Bales, K.L., Ramos, J.H. y Dietz, J.M. (2006). Energy intake, energy expenditure, and reproductive costs of female wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.*, 68(11), 1037-1053.
- Milton, K. y May, M.L. (1976). Body weight, diet, and home range area in primates. *Nature*, 259 (5543), 459-462.
- Morcillo, A. (2008). Estudio bioenergético de los costos asociados a la cooperación en el transporte de crías en el tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*; *Callitrichinae*). Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Morcillo, A., Sánchez, S., Peláez, F., Fidalgo, A.M. y Caperos, J.M. (2008). Locomotion of adult male cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) following the birth of infants. *Folia Primatol.*, 79(5), 286.
- Mori, A. (1979). Analysis of population changes by measurements of body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys. *Primates*, 20, 371-397.
- Nakamichi, M. (1996). Proximity relationships within a birth cohort of immature Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) in a free-ranging group during the first four years of life. *Am. J. Primatol.*, 40(4), 315-325.
- Nash, L.T. (1978). Kin preference in the behavior of young baboons. En D. J. Chivers J. Herbert (Eds.), *Recent Advances in Primatology, Vol. 1: Behaviour*. (pp. 71-73). New York: Academic Press.
- Niemeyer, C.L. y Anderson, J.R. (1983). Primate harassment of matings. *Etholog. Sociobiol.*, 4 (4), 205-220.
- Nievergelt, C.M., Digby, L.J., Ramakrishnan, U. y Woodruff, D.S. (2000). Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. *Int. J. Primatol.*, 21, 1-20.

- Nievergelt, C.M. y Martin, R.D. (1999). Energy intake during reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Physiol. Behav.*, 65(4/5), 849–854.
- Noë, R. y Hammerstein, P. (1994). Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 35, 1-11.
- Noldus Information Technology (2003). *The Observer®, Base Package for Windows™, Version 5.0 Edition*. The Netherlands: Wageningen.
- Nowak, R.M. (1999). *Primates of the World*. Baltimore y London: The Johns Hopkins Univ. Press.
- Nowell, A. A., y Fletcher, A. W. (2007). Development of independence from the mother in *Gorilla gorilla gorilla*. *Int. J. Primatol.*, 28, 441–455.
- Numan, M. (1994). Maternal behavior. En E. Knobil y J.D. Neill (Eds.), *The Physiology of Reproduction, 2nd ed.* (pp. 221–302). New York: Raven Press.
- Nunes, S., Fite, J.E. y French, J.A. (2000). Variation in steroid hormones associated with infant-care behaviour and experience in male marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Anim. Behav.*, 60(6), 857– 865.
- Oldham, J.D. y Friggens, N.C. (1989). Sources of variability in lactational performance. *Proc. Nutr. Soc.*, 48, 33-43.
- Pardo, A. y San Martín, R. (1994). Contrastes no paramétricos. *Análisis de datos en psicología II* (pp. 413-456). Madrid: Pirámide.
- Passamani, M., 1998, Activity budget of Geoffroy's marmoset (*Callithrix geoffroyi*) in an Atlantic Forest in South-eastern Brazil. *Am. J. Primatol.*, 46, 333-340.
- Passos, F.C. (1998). Ecology of the black lion tamarin. *Neotropical Primates*, 6(4), 128-129.
- Pepe, G.J. y Albrecht, E.D. (1998): Central integrative role of oestrogen in the regulation of placental steroidogenic maturation and the development of the fetal pituitary-adrenocortical axis in the baboon. *Hum Reprod Update*, 4, 406 –419.
- Porter, L.M. (2004). Forest use and activity patterns of *Callimico goeldii* in comparasion to two sympatric tamarins, *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus labiatus*. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 124, 139-153.

- Power, M.L. (1996). The other side of *Callitrichine gummivory*: Digestibility and nutritional value. En M.A. Norconk, A.L. Rosenberger y P.A. Garber (Eds.). *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 97-110 y 535-536). New York: Plenum Press.
- Power, M.L., Oftedal, O.T. y Tardif, S.D. (2002). Does the milk of Callitrichid monkeys differ from that of larger anthropoids?, *Am. J. Primatol.* 56, 117–127
- Price, E.C. (1990). Infant carrying as courtship strategy of breeding male cotton-top tamarins. *Anim. Behav.*, 40, 784-786.
- Price, E.C. (1991a). Competition to carry infants in captive families of cotton-top tamarins. *Behav.*, 118(1/2), 67-88.
- Price, E.C. (1991b). Vigilance in a group of free-ranging cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *J. Jersey wildl. Preserv.*, 27, 41-49.
- Price, E.C. (1992a). The cost of infant carrying in captive cotton-top tamarins. *Am. J. Primatol.*, 26, 23.
- Price, E.C. (1992b). Changes in the activity of captive cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) over the breeding cycle. *Primates*, 33, 99-106.
- Price, E.C. (1992c). The benefits of helpers: Effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 26, 179-190.
- Price, E.C. y Feistner, A.T.C. (2001). Food sharing in pied bare-faced tamarins (*Saguinus bicolor bicolor*): Development and individual differences. *Int. J. Primatol.*, 22, 231–241.
- Price, E.C. y McGrew, W.C. (1990). Cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in a seminaturalistic captive colony. *Am. J. Primatol.*, 20, 1-12.
- Price, E.C. y McGrew, W.C. (1991). Departures from monogamy in colonies of captive cotton-top tamarins. *Folia Primatol.*, 57, 16-27.
- Pryce, C.R. (1988). Individual and group effects on early caregiver-infant relationships in red-bellied tamarin monkeys. *Anim. Behav.*, 36, 1455-1464.
- Pryce, C.R. (1996). Socialization, hormones, and the regulation of maternal behavior in nonhuman simian primates. En J.S. Rosenblatt y C.T. Snowdon, (Eds.),

Parental Care: Evolution, Mechanisms, and Adaptive Significance, (vol. 25, pp. 423–476). San Diego, CA: Academic Press.

- Pryce, C.R., Abbott, D.H., Hodges, J.H. y Martin, R.D. (1988): Maternal behavior is related to prepartum urinary estradiol levels in red-bellied tamarin monkeys. *Physiol. Behav.*, 44, 717–726.
- Pryce, C.R., Dobeli, M. y Martin, R.D. (1993). Effects of sex steroids on maternal motivation in the common marmosets (*Callithrix jacchus*): Development and application of an operant system with maternal reinforcement. *J. Comp. Psychol.*, 107, 99–115.
- Pryce, C.R., Martin, R.D. y Skuse, D. (1995): *Motherhood in Human and Nonhuman Primates*. Basel: Karger.
- Pusey, A.E., Oehlert, G.W., Williams, J.M. y Goodall, J. (2005). Influence of ecological and social factors on body mass of wild chimpanzees. *Int. J. Primatol.*, 26, 3-31.
- Racey, P.A., Skinner, J.D. (1979). Endocrine aspects of sexual mimicry in spotted hyenas, *Crocuta crocuta*. *J. Zool.*, 187, 315-326.
- Rapaport, L.G. (1999). Provisioning of young in golden lion tamarins (*Callitrichidae, Leontopithecus rosalia*): a test of the information hypothesis. *Ethology*, 105, 619–636.
- Rapaport, L.G. (2006). Provisioning in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*): benefits to omnivorous young. *Behav. Ecol.*, 17, 212-221.
- Rapaport, L.G. y Ruiz-Miranda, C.R. (2006). Ontogeny of provisioning in two populations of wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 60, 724–735.
- Robbins, A.M., Robbins, M.M., Gerald-Steklis, N. y Steklis, H.D. (2006). Age-Related Patterns of Reproductive Success Among Female Mountain Gorillas. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 131, 511-521.
- Roberts, R.L., Jenkins, K.T., Lawler, T., Wegner, F.H., Norcross, J.L., Bernhards, D.E. y Newman, J.D. (2001a). Prolactin levels are elevated after infant carrying in parentally inexperienced common marmosets. *Physiol. Behav.*, 72(5), 713-720.

- Roberts, R.L., Jenkins, K.T., Lawler, T., Wegner, F.H. y Newman, J.D. (2001b). Bromocriptine administration lowers serum prolactin and disrupts parental responsiveness in common marmosets (*Callithrix j. jacchus*). *Horm. Behav.*, 39(2), 106-112.
- Roda, S. A. y Mendes Pontes, A. R. (1998). Polygyny and infanticide in common marmosets in a fragment of Atlantic Forest of Brazil. *Folia Primaol.*, 69, 372–376.
- Rosenberger, A.L. (1992). Evolution of New World monkeys. En: S. Jones, R. Martin, y D. Pilbeam, (Eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution* (pp. 209-216). Cambridge: Cambridge University Press.
- Rosenblatt, J.S. y Ceus, K. (1998). Estrogen implants in the medial preoptic area stimulate maternal behavior in male rats. *Horm. Behav.*, 33, 23– 30.
- Ross, C.N., French, J.A. y Ortí, G. (2007). Germ-line chimerism and paternal care in marmosets (*Callithrix Kuhli*). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 104, 6278-6282.
- Rothe, H. y Darms, K. (1993). The social organization of marmosets: a critical evaluation of recents concepts. *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 176- 199). Oxford University press.
- Rothe, H., Koenig, A. y Darms, K. (1993). Infant survival and number of helpers in captive groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 30, 131-137.
- Roush, R.S. y Snowdon, C.T. (2001). Food transfer and development of feeding behaviour and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology*, 107, 415-429.
- Rylands, A.B. (1982). *The behavior and the ecology of three species of marmosets and tamarins (Callitrichidae, Primates) in Brazil*. PhD Thesis. Cambridge, UK: University of Cambridge.
- Rylands, A.B. (1993). *Marmosets and Tamarins: Systematic, Behaviour, and Ecology* (pp. 396). New York: Oxford University Press.
- Rylands, A.B. (1996). Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. *Am. J. Primatol.*, 38, 5-18.

- Rylands, A.B., Coimbra-Filho, A.F. y Mittermeier, R.A. (1993). Systematics, geographic distribution, and some notes on the conservation status of the Callitrichidae. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 11-77). New York: Oxford University Press.
- Rylands, A.B. y de Faria, D.S. (1993). Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 262-272). Oxford: Oxford University Press.
- Saito, A., Izumi, A. y Nakamura, K. (2008). Food Transfer in Common Marmosets: Parents Change Their Tolerance depending on the Age of Offspring. *Am. J. Primatol.*, 70, 999–1002.
- Saltzmann, W. (2003). Reproductive competition among female common marmosets (*Callithrix jacchus*): Proximate and ultimate causes. En C.B. Jones, (Ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*, (pp. 197-229).
- Saltzman, W. y Abbott, D.H. (2005). Diminished maternal responsiveness during pregnancy in multiparous female common marmosets. *Horm. Behav.*, 47, 151-163.
- Saltzman, W., Digby, L.J. y Abbott, D.H. (2009). Reproductive skew in female common marmosets: what can proximate mechanisms tell us about ultimate causes? *Proc. R. Soc. B.*, 276, 389-399.
- Saltzman, W., Liedl, K.J., Salper, O.J., Pick, R.R. y Abbott, D.H. (2008). Post-conception reproductive competition in cooperatively breeding common marmosets. *Horm. Behav.*, 53, 274-286.
- Saltzman, W., Pick, R.R., Salper, O.J., Leidl, K.J. y Abbott, D.H. (2004). Onset of plural cooperative breeding in common marmoset families following replacement of the breeding male. *Anim. Behav.*, 68, 59–73.
- Sánchez, S. (1997). *Costos y beneficios del transporte de las crías en el sistema de crianza cooperativa en el tití de cabeza blanca (Saguinus oedipus oedipus) en cautividad*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

- Sánchez, S., Peláez, F., Fidalgo, A., Morcillo, A. y Caperos, J.M. (2008a). Changes in body mass of expectant male cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatol.*, 79, 458-462.
- Sánchez, S., Peláez, F., Fidalgo, A., Morcillo, A. y Caperos, J.M. (2008b). Body weight increase in expectant males and helpers of cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*): a symptom of the Couvade syndrome? *Psicothema*, 20(4), 825-829.
- Sánchez, S., Peláez, F., Gil-Burmann, C. (2002). Why do cotton-top tamarin female helpers carry infants? A preliminary study. *Am. J. Primatol.*, 57, 43-49.
- Sánchez, S., Peláez, F., Gil-Burmann, C. y Kaumanns, W. (1999). Cost of infant carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 48, 109-111.
- Sánchez, S., Peláez, F., Morcillo, A., Gil-Burmann, C. (2005). Effect of the enclosure on carriers' body weight loss in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 66(3), 279-84.
- Sannen, A., Heistermann, M., van Elsacker, L., Möhle, U. y Eens, M. (2003). Urinary testosterone metabolite levels in bonobos: a comparison with chimpanzees in relation to social system. *Behav.*, 140, 683-696.
- Savage, A. (1990). *The reproductive biology of the cotton-top tamarin (Saguinus oedipus oedipus) in Colombia*. Tesis doctoral. University of Madison.
- Savage, A., Giraldo, L.H., Soto, L.H. y Snowdon, C.T. (1996a). Demography, group composition and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. *Am. J. Primatol.*, 38, 85-100.
- Savage, A., Shideler, S.E., Soto, L.H., Causado, J., Giraldo, L.H., Lasley, B.L. y Snowdon, C.T. (1997). Reproductive events of wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. *Am. J. Primatol.*, 31, 11-21.
- Savage, A., Snowdon, C.T., Giraldo, L.H., Soto, L.H. (1996b). Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins. En N.A. Norconk, A.L. Rosenberg y P.A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 173-185). New York, London: Plenum Press.

- Savage, A., Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. (1988). Sociosexual development, pair bond formation, and mechanisms of fertility suppression in female cotton top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 14, 345-359.
- Schaffner, C.M. y French, J.A. (2004). Behavioral and endocrine responses in male marmosets to the establishment of multimale breeding groups: Evidence for non-monopolizing facultative polyandry. *Int. J. Primatol.*, 25(3), 709-732.
- Schino, G. y Troisi, A. (1998). Mother-infant conflict over behavioral thermoregulation in Japanese macaques. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 43(2), 81-86.
- Schneider, H. y Rosenberger, A.L. (1996). Molecules, morphology and platyrrhine systematics. En M.A Norconk, A.L. Rosenberg y P.A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 3-19). New York: Plenum Press.
- Schradin, C. y Anzenberger, G. (2001a). Costs of infant carrying in common marmosets, *Callithrix jacchus*: An experimental analysis. *Anim. Behav.*, 62(2), 289-295.
- Schradin, C. y Anzenberger, G. (2001b) Infant Carrying in Family Groups of Goeldi's Monkeys (*Callimico goeldii*). *Am. J. Primatol.*, 53, 57-67.
- Schradin, C. y Anzenberger, G. (2003). Mothers, not fathers, determine the delayed onset of male carrying in Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*). *J. Hum. Evol.*, 45, 389-399.
- Schroepel, M. (1998). Multiple simultaneous breeding females in a pygmy marmoset group (*Cebuella pygmaea*). *Neotrop. Primates*, 6(1), 1-7.
- Short, R.V. (1984). Breast feeding. *Sci. Am.*, 250, 35-44.
- Silk, J.B., Rendall, D., Cheney, D.L. y Seyfarth, R.M. (2003). Natal attraction in adult female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) in the Moremi Reserve, Botswana. *Ethology*, 109(8), 627-644.
- Simpson, M.J.A., Simpson, A.E. y Howe, S. (1986). Changes in the rhesus mother-infant relationship through the first four months of life. *Anim. Behav.*, 34(5), 1528-1539.
- Skutch, A.F. (1935). Helpers at the nest. *Auk.*, 52, 257-273.

- Smiseth, P.T. y Moore, A.J. (2004). Signalling of hunger when offspring forage by both begging and self-feeding. *Anim. Behav.*, 67, 1083–1088.
- Smith, T.E., Schaffner, C.M. y French. J.A. (1997). Social developmental influences on reproductive function in female wied's black tufted-ear marmosets (*Callithrix Kuhlii*). *Horm. Behav.*, 31, 159-168.
- Smuts, B.B., y Gubernick, D.J. (1992). Male-infant relationships in nonhuman primates; Paternal investment or mating effort. En B.S. Hewlett (Ed.), *Father Child Relations: Cultural and Biosocial Contexts* (pp. 1–30). Hawthorne, New York: Aldine de Gruyter.
- Snowdon, C.T. (1996). Infant care in cooperatively breeding species. En P.J.B. Slater, J.S. Rosenblatt, C.T. Snowdon y M. Milinsky (eds), *Parental care: evolution, mechanisms, and adaptive significance. A volume in Advances in the study of behaviour* (vol. 25, pp: 643-689). New York: Academic press.
- Snowdon, C.T. y Cronin, K.A. (2007). Cooperative breeders do cooperate. *Behav. Process.*, 76(2), 138-141.
- Snowdon, C.T. y Soini, P. (1988). The tamarins genus saguinus. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho y G.A.B. Fonseca (Eds), *Ethology and Behaviour of Neotropical Primates* (vol. 2, pp. 223-298.). Washington DC.
- Snowdon C.T. y Ziegler T.E. (2007). Growing up cooperatively: family processes and infant care in marmosets and tamarins. *J Develop Proc* 2: 40–66.
- Snowdon, C.T., Ziegler, T.E. y Widowski, T.M. (1993). Further hormonal supression of the eldest daughter cotton-top tamarins following birth of infants. *Am. J. Primatol.*, 31, 11-21.
- Soini, P. (1988). The pigmy marmoset, genus *Cebuella*. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho y G.A.B. Fonseca (Eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates* (vol. 2, pp. 79-129). Washington: World Wildlife Fund.
- Soini, P. (1993). The ecology of the pygmy marmoset, *Cebuella Pygmaea*: sime comparisons with two sympatric tamarins. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 257-72). Oxford: Oxford University Press.

- Solomon, N.G. y French, J.A. (1997). The study of mammalian cooperative breeding. En Solomon, N.G. y French, J.A. (Eds). *Cooperative Breeding in Mammals* (pp. 1-10). Cambridge University press.
- Sousa, M.B.C., Alburquerque, C.S.R., Alburquerque, F.S., Araujo, A., Yamamoto, M.E. y Arruda, M.F. (2005). Behavioral strategies and hormonal profiles of dominant and subordinate common marmosets (*Callithrix jacchus*) females in wild monogamous groups. *Am. J. Primatol.*, 67, 37-50.
- Stamps J., Kus B. y Arrowood P. (1987). The effects of parent and offspring gender on food allocation in budgerigars. *Behaviour*, 101:177–199
- Stamps, J.A. y Metcalf, R.A. (1980). Parent offspring conflict. En G.W. Barlow y J. Silverberg (Eds.), *Sociobiology: beyond Nature/Nurture* (pp. 589-618).
- Stevenson, M.F. y Rylands, A.B. (1988). The marmosets, genus *Callithrix*. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho y G.A.B. Fonseca (Eds), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates* (vol. 2, pp. 131-222). Washington, DC: World Wildlife Fund.
- Storey, A.E., Walsh, C.J., Quinton, R.L. y Wynne-Edwards, K.E. (2000). Hormonal correlates of paternal responsiveness in new and expectant fathers. *Evol. Hum. Behav.*, 21, 79– 95.
- Strier, K.B. (2007). *Primate Behavioral Ecology* (pp. 452). Pearson Education, Inc.
- Strier, K.B. y Ziegler, T.E. (2004). How hormones help: deciphering the reproductive patterns of wild northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *Am. J. Primatol.*, 62, 121.
- Sussman, R.W. y Garber, P.A. (1987). A new interpretation of the social organization and the mating system of the *Callitrichidae*. *Int. J. Primatol.*, 8, 73-92.
- Tardif, S.D. (1997). The bioenergetics of parental behaviour and the evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. En N.G Solomon y J.A. French (Eds.), *Cooperative Breeding in Mammals* (pp 11-33). Cambridge: Cambridge University Press.
- Tardif, S.D., Carson, R.L. y Gangaware, B.L. (1990). Infant care behavior of mothers and fathers in a communal care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 22, 73-85.

- Tardif, S.D., Carson, R.L. y Gangaware, B.L. (1992). Infant care behavior of non-reproductive helpers in a communal care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Ethology*, 91, 155-167.
- Tardif, S.D., Harrison, M.L., Simek, M.A., (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: Relatiopn to energetics, ecology and social organization. En A.B. Rylands (Eds.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behavior and Ecology* (pp. 200-219). Oxford: Oxford University Press.
- Tardif, S.D. y Jaquish, C.E. (1997). Number of Ovulations in the Marmoset Monkey (*Callithrix jacchus*): Relation to Body Weight, Age and Repeatability. *Am. J. Primatol.*, 42, 323–329.
- Tardif, S.D., Power, M., Oftedal, O.T., Power, R.A. y Layne, D.G. (2001). Lactation, maternal behavior and infant growth in common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): effects of maternal size and litter size. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 51, 17–25
- Tardif, S.D., Richter, C.B. y Carson, R.L. (1984). Effects of sibling-rearing experience on future reproductive success in two species of *Callitrichidae*. *Am. J. Primatol.*, 6, 377-380.
- Tardif, S.D., Smucny, D.A., Abbott, D.H., Mansfield, D.V.M., Schultz-Darken, N. y Yamamoto, M.E. (2003). Reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. Assoc. Lab. Anim. Sci.*, 53, 364-368.
- Tardif, S.D., Ziegler, T.E., Power, M. y Layne, D.G. (2005). Endocrine changes in full-term pregnancies and pregnancy loss due to energy restriction in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *J. Clin.l Endocrinol. Metab.*, 90(1), 335-339.
- Taylor, C.R., Heglund, N.C., McMahon, T.A. y Looney, T.R. (1980). Energetic cost of generating muscular force during running. A comparison of large and small animals. *J. Exp. Biol.*, 86, 9–18.
- Terborgh, J. (1983). *Five New World Primates* (pp.260). New Jersey, U.S.A: Princeton University Press.
- Thorington, R.W. y Anderson, S. (1984). Primates. En S. Anderson y J. K. Jones (Eds.), *Orders and Families of Recent Mammals of the World* (pp. 187-217). New York: John Wiley y Sons.

- Torii, R., Moro, M., Abbott, D.H. y Nigi, H. (1998). Urine collection in the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and its applicability to endocrinological studies. *Primates*, 9(4), 407-417.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man* (pp. 136-179). Chicago: Aldine.
- Trivers, R.L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14(1), 249-264.
- Trivers, R.L. (1985). *Social Evolution* (pp. 462). Co., California: Benjamin/Cummins Publishing.
- Valeggia, C. y Ellison, P.T. (2001) Lactation, energetics, and postpartum fecundity. En P.T. Ellison (Ed.), *Reproductive Ecology and Human Evolution* (pp. 85-105). New York: Aldine de Gruyter.
- van Jaarsveld, A.S., Skinner, J.D. (1991). Plasma androgens in spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*): influence of social and reproductive development. *J. Reprod. Fertil.*, 93, 195-201.
- van Roosmalen, M.G.M. y van Roosmalen, T. (2003). The description of a new marmoset genus, *Callibella* (*Callitrichinae*, Primates), including its molecular phylogenetic status. *Neotrop. Primates*, 11, 1-10.
- von Engelhardt, N., Kappeler, P.M. y Heistermann, M. (2000). Androgen levels and female social dominance in *Lemur catta*. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 267, 1533-1539.
- Washabaugh, K.F., Snowdon, C.T. y Ziegler, T.E. (2002). Variation in care for cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Anim. Behav.*, 63, 1163-1174.
- Watts, D.P. y Pusey, A. E. (1993). Behavior of juvenile and adolescent great apes. En M.E. Pereira y L.A. Fairbanks (Eds.), *Juvenile Primates; Life History, Development and Behavior* (pp. 148-167). New York: Oxford University Press.
- Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press, Cambridge.
- Windle CP, Baker HF, Ridley RM, Oerke AK, Martin RD. 1999. Unreareable litters and prenatal reduction of litter size in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *J Med. Primatol.*, 28:73-83.

- Wingfield, J.C., Hegner, R.E., Dufty, A.M. y Ball, G.F. (1990). The “Challenge Hypothesis”: theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *Am. Nat.*, 136(6), 829–846.
- Wolfheim, J.H. (1983). *Saguinus oedipus*, Crested Tamarin. En *Primates of the World. Distribution, Abundance and Conservation* (pp. 200-205). Suiza: Harwood Academic Publishes.
- Worlein, J.M., Eaton, G.G., Johnson, D.F. y Glick, B.B. (1988). Mating season effects on mother-infant conflict in Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *Anim. Behav.*, 36, 1472-1481.
- Wynne-Edwards, K.E. (2001). Hormonal changes in mammalian fathers. *Horm. Behav.* 40, 139–145.
- Wynne-Edwards, K.E. y Reburn, C.J. (2000). Behavioral endocrinology of mammalian fatherhood. *Trends Ecol. Evol.*, 15(11), 464–468.
- Ximenes, M.F.F.M. y Sousa, M.B.C. (1996). Family composition and the characteristics of parental care during the nursing phase of captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 37(2), 175-183.
- Yépez, P., de la Torre, S. y Snowdon, C.T. (2005). Interpopulation differences in exudate feeding of pygmy marmosets in Ecuadorian Amazonia. *Am. J. Primatol.*, 66, 145-158.
- Zahavi, A. (1977). The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.*, 67(3), 603 -605.
- Zahavi, A. (1995). Altruism as a handicap—the limitations of kin selection and reciprocity. *J. Avian Biol.*, 26, 1–3.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall International, Inc.
- Ziegler, T.E. (2000). Hormones associated with non-maternal infant care: A review of mammalian and avian studies. *Folia Primatol.*, 71(1/2), 6-21.
- Ziegler, T.E., Bridson, W.E. y Snowdon, C.T. (1987b). Urinary gonadotropin and estrogen excretion during the postpartum estrus, conception and pregnancy in the - cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 12, 127-140.

- Ziegler, T., Hodges, J.K., Winkler, P. y Heistermann, M. (2000). Hormonal correlates of reproductive seasonality in wild female hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Am. J. Primatol.*, 51, 119-134.
- Ziegler, T.E., Prudom, S.L., Schultz-Darken, N.J., Kurian, A.V. y Snowdon, C.T. (2006). Pregnancy weight gain: marmoset and tamarín dads show it too. *Bio. Lett.* 22, 2(2), 181-183.
- Ziegler, T.E., Savage, A., Scheffler, G. y Snowdon, C.T. (1987a). The endocrinology of puberty and reproductive functioning in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) under varying social conditions. *Biol. Reprod.*, 37, 618-627.
- Ziegler, T.E. y Sousa, M.B.C. (2002). Parent-daughter relationships and social controls on fertility in female common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Horm. Behav.*, 42, 356-367.
- Ziegler, T.E., Wegner, F.H., Carlson, A.A., Lazaro-Perea, C. y Snowdon, C.T. (2000). Prolactin levels during the periparturitional period in the biparental cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*): Interactions with gender, androgen levels, and parenting. *Horm. Behav.*, 38, 111-122.
- Ziegler, T.E., Wegner, F.H. y Snowdon, C.T. (1996). Hormonal responses to parental and nonparental conditions in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*, a New World primate. *Horm. Behav.*, 30(3), 287-297.
- Ziegler, T.E., Widowski, T.M., Larson, M.L. y Snowdon, C.T. (1990a). Nursing does affect the duration of the post-partum to ovulation interval in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *J. Reprod. Fertil.*, 90, 563-570.
- Ziegler, T.E., Widowski, T.M. y Snowdon, C.T. (1990b). Nursing delays the postpartum estrus in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 20, 247.
- Ziegler, T.E., Wittwer, D.J. y Snowdon, C.T. (1993). Circulating and excreted hormones during the ovarian cycle in the cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*. *Am. J. Primatol.*, 31(1), 55-65.
- Zullo, J. y Caine, N.G. (1988). The use of sentinels by captives red-bellied tamarins. *Am. J. Primatol.*, 14(4), 455.

Anexo I. Ensayos hormonales

1) Recogida y preparación de muestras

Desde el día posterior al parto y durante todo el período de estudio, se recogían muestras de orina 5 días en semana. Debido a las variaciones circadianas en las concentraciones de las distintas hormonas, las muestras se recogían todas las mañanas a primera hora, despertando para esta rutina a los tamarines. Éste es el procedimiento habitual para la recogida de muestras de orina en otras colonias de calitrícidos (Torii y cols., 1998; Ziegler y cols., 1987a y b). La orina era recogida mediante tubos de ensayo provistos de un embudo, que se situaban debajo del sujeto en el momento en el que el animal comenzaba a orinar. Cada embudo era utilizado para un solo individuo y después de la recogida, lavado y autoclavado. Tras la recolección las muestras eran procesadas para su conservación. En primer lugar para eliminar impurezas las muestras eran centrifugadas a 3500 rpm, durante 5 minutos. Posteriormente se extraía el sobrenadante separando de 1 a 4 alícuotas de 1 ml, en función de la cantidad de orina disponible. Finalmente las muestras eran etiquetadas y congeladas a -40 °C (Ziegler y cols., 1987a, b y 2000).

2) Ensayos hormonales

Validación de las técnicas de enzimoimmuno-ensayo (EIA) para la orina de TCB

Previamente a la valoración de las muestras hormonales se validaron las técnicas de enzimoimmuno ensayo (EIA) para la determinación de los conjugados de estrona (E1-gluc) y testosterona (T) en orina de tití de cabeza blanca según los protocolos (Munro y Lasley, 1988). Para ello se realizaron ensayos sobre diluciones seriadas de la orina comprobando la linealidad y el ajuste a los estándares de E1-gluc y testosterona. El límite de detección, el porcentaje de recuperación y los coeficientes de variación intra-ensayo e inter-ensayo, para cada hormona pueden verse en la **Tabla I**.

Hormona		Concentración	E1-Gluc	Testosterona
Límite de detección			25 pg/ml	30 pg/ml
Porcentaje medio de recuperación		Alta	95 %	95 %
		Baja	98 %	98 %
Coeficiente de variación	Intra-análisis	Alta	5,9 %	4,5 %
		Baja	6,5 %	6,9 %
	Inter-análisis	Alta	8,9 %	7,5 %
		Baja	9,5 %	9,9 %

Tabla I. Parámetros de la validación de las técnicas para la detección de testosterona y conjugados de estrona en orina de TCB.

En el caso de los conjugados de estrona se utilizó como anticuerpo policlonal E1Gluc3C1197. Reacciones cruzadas del anticuerpo policlonal E1Gluc3C1197: sulfato de estrona: 100 %; estradiol: 2,12 %; equilina: 1,3 %; y menos de un 1 % con equilenina, progesterona, testosterona y cortisol.

En el caso de la testosterona se utilizó el anticuerpo policlonal T3CMO0697. Reacciones cruzadas del anticuerpo policlonal T3CMO0697: testosterona: 100 %; testosterona 3-CMO: 100 %; 5-alfa-DHT: 20 %; 5-beta-DHT: 5,0 %; androstenediona: 11,5 %; andostenediol: 3,5 %; androstenolona: 3,21 %; epitestosterona: 0,10 %; y menos de un 1 % con estradiol, progesterona y cortisol.

Valoración hormonal de las muestras de orina

Para la determinación hormonal de las concentraciones de conjugados de estrona y testosterona se utilizó la técnica de EIA (*Enzyme Immuno Assay*) de competición. Esta técnica, es un método inmunológico basado en la competición que se establece entre la hormona sin marcar (problema o estándar) y la hormona marcada con una enzima (conjugado), por unirse a los sitios de unión de un anticuerpo que se ha fijado previamente a una fase sólida (microplaca de poliestireno). A continuación se mide la fracción unida al anticuerpo mediante la reacción del sustrato con la enzima, lo cuál se traduce en una reacción de oxidación con un cromógeno que lleva incorporado el sustrato, produciéndose una reacción coloreada. Posteriormente se lee la absorbancia del color desarrollado el cual será inversamente proporcional a la cantidad de hormona marcada que se ha unido al anticuerpo.

En la realización de los ensayos se utilizaron placas de poliestireno de fondo plano (650-001-Greinerbio-one). 24 horas antes de la realización del ensayo en las placas se depositaron 50 µl de anticuerpo de captura diluido (1:8000) en tampón fosfato. El día del ensayo las muestras de orina eran descongeladas y diluidas en agua destilada

(1:100 en el caso de la determinación de E1-gluc y 1:25 en la de testosterona). En la preparación de las muestras no se realizó hidrólisis de los conjugados de los esteroides ni extracción, ya que ambos métodos producen valores similares (Ziegler y cols., 1987b). A 50 µl de la muestra diluida se le añaden 250 µl de disolución del conjugado marcado con peroxidada (1:40.000). De esta dilución en cada pocillo de la placa se depositaban 60 µl completando con 40 µl de buffer fosfato salino y se dejan incubando durante dos horas, tras las cuales las placas eran lavadas 3 veces para la eliminación de los restos de competidor marcado que no se hubieran unido al anticuerpo. Una vez las placas lavadas se añadían 100 µl en cada pocillo de sustrato-cromógeno y se deja reaccionar durante 10 minutos tras los que detiene la reacción cromática mediante la adición de 0,5 ml de ácido sulfúrico (2N) en cada pocillo. Finalmente se mide la absorbancia de las placas en un colorímetro para determinar la cantidad de competidor marcado que queda unido al anticuerpo.

Para tener en cuenta la posible la variación en la cantidad orina recogida en cada muestra, las concentraciones de las hormonas fueron corregidas por la concentración de creatinina de la muestra. Así los valores de las hormonas esteroideas eran divididos por la concentración de creatinina de la muestra y expresados por miligramos de creatinina (mg Cr). La concentración de creatinina fue determinada por el método Jaffé, que consiste en la adicción de ácido pícrico a la muestra y medición en colorímetro a 510 nm, estimándose en función de la absorbancia de la muestra la concentración de creatinina presente en la muestra